

**COÛTS DE LA REPRODUCTION CHEZ LES FEMELLES DE
CHAMOIS DES ALPES (*RUPICAPRA RUPICAPRA*)**

par

Audrée Morin

**mémoire présenté au département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M. Sc.)**

**FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE**

Sherbrooke, Québec, Canada, juin 2013



Library and Archives
Canada

Published Heritage
Branch

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Bibliothèque et
Archives Canada

Direction du
Patrimoine de l'édition

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file Votre référence

ISBN: 978-0-494-95124-8

Our file Notre référence

ISBN: 978-0-494-95124-8

NOTICE:

The author has granted a non-exclusive license allowing Library and Archives Canada to reproduce, publish, archive, preserve, conserve, communicate to the public by telecommunication or on the Internet, loan, distribute and sell theses worldwide, for commercial or non-commercial purposes, in microform, paper, electronic and/or any other formats.

The author retains copyright ownership and moral rights in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

AVIS:

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque et Archives Canada de reproduire, publier, archiver, sauvegarder, conserver, transmettre au public par télécommunication ou par l'Internet, prêter, distribuer et vendre des thèses partout dans le monde, à des fins commerciales ou autres, sur support microforme, papier, électronique et/ou autres formats.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms may have been removed from this thesis.

While these forms may be included in the document page count, their removal does not represent any loss of content from the thesis.

Conformément à la loi canadienne sur la protection de la vie privée, quelques formulaires secondaires ont été enlevés de cette thèse.

Bien que ces formulaires aient inclus dans la pagination, il n'y aura aucun contenu manquant.

Canada

Le 25 juin 2013

*le jury a accepté le mémoire de Madame Audrée Morin
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Marco Festa-Bianchet
Directeur de recherche
Département de biologie

Professeur Dany Garant
Membre
Département de biologie

Professeur Fanie Pelletier
Président rapporteur
Département de biologie

À mes parents et ma sœur, je vous aime.

SOMMAIRE

Les coûts de la reproduction sont un élément fondamental de la théorie biodémographique, qui étudie l'évolution des stratégies d'histoire de vie. Puisque l'énergie est limitée, la quantité qui est allouée à une composante de la reproduction sera détournée des autres fonctions, entraînant des compromis entre la reproduction actuelle, la reproduction future, la survie et la croissance. Ce mémoire vise à évaluer les coûts énergétiques de la reproduction et les coûts de la reproduction sur le succès reproducteur futur en relation avec l'âge chez les femelles de chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra*). Pour ce faire, j'ai suivi des chamois marqués individuellement dans le *Parco Naturale delle Alpi Marittime* (Italie) entre 2007 et 2012. J'ai capturé et pesé 107 femelles et suivi leur succès reproducteur par les associations entre mère et jeune et le comportement d'allaitement. J'ai utilisé une nouvelle approche analytique basée sur les tests de permutations pour contrôler pour l'hétérogénéité individuelle, qui modifie souvent les estimations des coûts de la reproduction en introduisant des corrélations positives entre les traits d'histoire de vie. Le succès reproducteur était fortement associé à l'âge. Les femelles de 4 à 7 ans avaient le taux de reproduction le plus élevé (71%) et la sénescence reproductrice commençait plus tôt que chez d'autres espèces d'ongulés (8 ans). Les femelles chamois semblent avoir une tactique différente de la majorité des ongulés avec une fécondité relativement faible et une survie des jeunes au sevrage très élevée et stable. Les femelles adultes alternaient davantage entre succès et échec reproducteur que dans un patron aléatoire, ce qui suggère des coûts de la reproduction sur la reproduction suivante. Pour les vieilles femelles, le succès reproducteur était très hétérogène, suggérant de la variabilité dans l'âge de début de la sénescence. Elles ne montraient aucun coût sur la reproduction suivante et étaient plus lourdes que les femelles adultes, suggérant de la restreinte reproductrice en fin de vie. Au printemps, les femelles allaitantes pesaient 1.21 kg (5%) de moins que les non-reproductrices et la masse demeurait stable pendant tout l'été, indiquant des coûts énergétiques de la gestation et du début de l'allaitement. Nos résultats suggèrent que la tactique de reproduction et les coûts de la reproduction changent de façon importante en fonction de l'âge des individus chez cette espèce. En quantifiant séparément les effets de l'hétérogénéité individuelle et des

coûts de la reproduction, mon projet de maîtrise a permis de mettre en évidence que l'hétérogénéité individuelle peut changer au cours de la vie d'un individu. Cela souligne l'importance de tenir compte de cette potentielle modification dans les études sur les coûts de la reproduction.

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier Marco pour m'avoir acceptée au sein de sa merveilleuse équipe motivée et motivante, et pour m'avoir laissé tant de liberté dans le développement de ce projet. Merci pour la confiance que tu m'as accordée tout au long du projet et pour cette opportunité de découvrir les Alpes comme écologiste plutôt que touriste. Merci enfin pour tous tes commentaires qui ont servi d'étincelles à ma réflexion! Merci également à Dany Garant et Fanie Pelletier, membres de mon comité, pour vos précieux commentaires et conseils. Merci à Sébastien Rioux-Paquette pour l'aide précieuse dans le développement des codes de R. Un merci particulier à Marco Rughetti pour avoir initié le projet chamois et pour les données récoltées. Merci à l'équipe des « camosciologues », vous avez tous été des personnes inspirantes pour moi: Alexandre, Michela B., Vianney, Mariagrazia, Michela P., et le plus gros merci du monde à Valentina Ruco pour son incroyable détermination, son talent à trouver les chamois qui a souvent relevé du surnaturel et sa patience dans l'attente des *bite rates*! Merci à la direction et aux garde-parcs du *Parco Naturale delle Alpi Marittime* pour l'importante collaboration dans ce projet et particulièrement aux talents d'électricien d'Augusto, au « visou » d'Enzo, à la bonne humeur de Giancarlo et à Laura. Merci à Alessio, Laure, Carla, Guglielmo, Barbara, Roberto, Paulo, Graziano et Magali pour la bonne compagnie en Italie. Merci aussi à tous les étudiants du labo de Marco et aux autres écologistes sherbrookoïses pour l'entraide, les discussions philosophiques ou pas, les rires, les repas, les randonnées et les bières partagées : Elise, Melanie P., Uriel, Alexandre, Dominique, Audrey G., Camille, Allison, Stéphanie, Antoine, Mark, Jessy, Gabriel, Geneviève, Clarence, Xavier, Paméla, Louis, Pierre-Olivier, Hélène, Melanie D., Cesc et Jeroen. Merci à Malie pour sa visite sur le terrain et les discussions sur les statistiques et surtout sur la vie. Merci à Raphaël pour tous les moments partagés et son soutien lors des moments difficiles. Merci à mes parents pour la motivation qu'ils m'ont transmise et pour leur soutien inconditionnel dans tous les projets que j'entreprends. Merci piano et accordéon pour votre soutien musical. Finalement, merci au FQRNT, au CRSNG et au MELS pour le soutien financier.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE.....	ii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIÈRES.....	v
LISTE DES TABLEAUX	viii
LISTE DES FIGURES	x
LISTE DES ANNEXES	xii
CHAPITRE 1 INTRODUCTION	1
1.1 La théorie biodémographique.....	1
1.2 Les coûts de la reproduction.....	2
1.2.1 Les coûts de la reproduction chez les femelles mammifères.....	4
1.2.2 Les coûts énergétiques de la reproduction et les tactiques de compensation	5
1.2.3 Les coûts de la reproduction sur la valeur adaptative.....	6
1.2.4 Effet de la vitesse du train de vie sur les coûts de la reproduction.....	9
1.3 Mesurer les coûts de la reproduction.....	10
1.3.1 La méthode des corrélations phénotypiques.....	10
1.3.2 Hétérogénéité individuelle et variation temporelle	12
1.3.3 Progression des coûts de la reproduction	13
1.4 L'effet de l'âge sur le succès reproducteur et les coûts de la reproduction.....	14
1.4.1 Jeunes femelles et primiparité	15
1.4.2 Sénescence.....	17
1.5 Le chamois des Alpes comme modèle d'étude	19

1.6 Objectifs spécifiques.....	21
CHAPITRE 2 AGE-DEPENDENT COSTS OF REPRODUCTION IN FEMALE ALPINE CHAMOIS (<i>RUPICAPRA RUPICAPRA</i>).....	23
Mise en contexte.....	23
Abstract.....	24
Résumé	25
Introduction	26
Methods	31
Study area and population	31
Reproductive success categories	32
Statistical analysis	33
Results	37
Influence of age, early growth and study period on reproductive success	37
Components of reproductive success	40
Reproductive costs of reproduction.....	42
Permutation tests	45
Somatic costs of reproduction	46
Discussion.....	50
Influence of age on reproductive success	50
Components of reproductive success	52
Reproductive costs of reproduction.....	53
Costs of reproduction on summer body mass.....	55
Acknowledgements	57
References	58

CHAPITRE 3 DISCUSSION	67
CHAPITRE 4 CONCLUSION	71
ANNEXE 1 AGE STRUCTURE FOR THE MODELS OF REPRODUCTIVE SUCCESS AND MASS.....	73
Age structure for the model of reproductive success	73
Age structure for the model of mass.....	75
ANNEXE 2 ASYMPTOTIC GROWTH OF HIND FOOT LENGTH	77
BIBLIOGRAPHIE	78

LISTE DES TABLEAUX

1.	Selection of logistic mixed models of the effects of age, horn growth to age two and study period on the reproductive success of female chamois (<i>Rupicapra rupicapra</i>) in the <i>Parco Naturale delle Alpi Marittime</i> , Piedmont, Italy, 2007-2012 (N=83 females, 186 observations)	38
2.	Coefficients for the explanatory variables included in the reproductive success models of female chamois (<i>Rupicapra rupicapra</i>), from Table 1.....	39
3.	Selection of logistic mixed models of the effect of age and reproductive success the previous year on the reproductive success of female chamois (<i>Rupicapra rupicapra</i>) in the <i>Parco Naturale delle Alpi Marittime</i> , Piedmont, Italy, 2007-2012 (N=55 females, 109 female-years).....	43
4.	Coefficients for the explanatory variables included in the reproductive success models of female chamois (<i>Rupicapra rupicapra</i>), from Table 3.....	43
5.	Number (n.) and proportion (prop) of occasions when a female chamois (<i>Rupicapra rupicapra</i>) had consecutive reproductive successes, consecutive failures, or a change in reproductive success over two years in the <i>Parco Naturale delle Alpi Marittime</i> , Piedmont, Italy, 2007-2012 (N=55 females, 109 female-years).....	45
6.	Selection of general linear models of the effect of reproductive status, age, year, Julian date and hind foot length on summer body mass of female chamois (<i>Rupicapra rupicapra</i>) in the <i>Parco Naturale delle Alpi Marittime</i> , Italy, 2007-2012 (n=71 females).....	47

7.	Coefficients for the explanatory variables included in the general linear models of the body mass of female chamois (<i>Rupicapra rupicapra</i>) from Table 6.....	48
----	--	----

LISTE DES FIGURES

1. Age-specific reproductive success of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Piedmont, Italy, 2007-2012. Means were predicted by multi-model inference based on models in Table 1, for the “late” study period. Horn growth to age two was held constant at its mean (12.3 cm). Bars represent one standard error. Black dots represent the average reproductive success for individuals within each age class; for 3-year-olds, these always indicate a single observation of reproductive success and for 4-7-year-olds, these always represent two observations or more. Numbers refer to female years for each age class..... 40

2. Age-specific offspring production, offspring survival to September and reproductive success (presence of an offspring in September) for female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Piedmont, Italy, 2007-2012. Sample size: offspring production: n=78 females, 157 female-years; offspring survival to September: n=65 females, 112 female-years; reproductive success: n=88 females, 199 female-years. Values at age 10 are means for all females aged 10 to 13 years, pooled because of small sample size (for reproductive success: 15 female-years aged 11 to 13 years)..... 41

3. Effects of age class and reproductive success the previous year on the reproductive success of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Piedmont, Italy, 2007 2012, based on model 4 of Table 3 (previous reproduction*age). Bars represent one standard error. Numbers refer to female-years..... 44

4. Distribution of permuted coefficients (logit scale) of previous reproductive success on current reproductive success for 10 000 permutations of the intra-individual order of reproductive successes and failures of female chamois (*Rupicapra rupicapra*), *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Piedmont, Italy, 2007-2012. Dashed lines represent the observed coefficients. (a) Prime-aged females (n=38 females, 65 female-years). One outlier (x= 11) not shown. (b) Old females (n=26 females, 44 female-years). 11 outliers (5<x<22) not shown..... 46

5.	Effects of Julian date, age class, reproductive status and hind foot length on summer body mass of adult female chamois (<i>Rupicapra rupicapra</i>) captured in the <i>Parco Naturale delle Alpi Marittime</i> , Piedmont, Italy, 2007-2012. Regression lines were based on a multi-model inference approach from models of Table 6. Dotted lines show one standard error. (a) Effects of age class and reproductive status, in 2009 and with hind foot length kept constant to its mean value. (b) Effects of hind foot length and reproductive status for prime-aged females in 2009. (c) Effect of reproductive status and absence of effect of Julian date, for prime-aged females in 2009, with hind foot length kept constant to its mean value.....	49
----	---	----

LISTE DES ANNEXES

1.	Age structure for the models of reproductive success and mass	73
2.	Asymptotic growth of hind foot length	77

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1.1 La théorie biodémographique

La sélection naturelle favorise les individus avec des traits qui ont un effet positif sur leur survie ou leur succès reproducteur. Si ces traits ont une composante héritable et s'ils sont soumis à de la sélection directionnelle, ils devraient augmenter en fréquence au fil des générations (Darwin, 1958). Les taux de survie et de reproduction spécifiques à un âge, les traits qui résument ces taux comme l'âge de primiparité ou la longévité, ainsi que les traits qui les influencent directement comme la taille à la naissance, le taux de croissance, la date de reproduction ou la taille à la maturité, sont appelés « traits d'histoire de vie » (Lessels, 1991; Stearns, 1992). À cause de leur forte association avec l'aptitude phénotypique des individus, ces traits sont particulièrement soumis à la sélection. C'est à l'évolution de ces traits que s'intéresse la théorie biodémographique (ou théorie d'histoire de vie, *life-history evolution*), qui fournit un cadre théorique à leur étude. Un principe fondamental de cette théorie est que les traits d'histoire de vie sont reliés par de nombreux compromis énergétiques qui en contraignent l'évolution (Roff, 2002; Stearns, 1992). Étant donné que l'énergie est limitée, un individu devra allouer son énergie aux fonctions somatiques (croissance, survie) et reproductrices de façon optimale afin de maximiser son aptitude phénotypique (Williams, 1966). Ainsi, la sélection se ferait sur une combinaison de traits intimement inter-reliés par des compromis et devrait résulter en un phénotype reproducteur optimal pour l'espèce.

Ce phénotype reproducteur peut varier selon le sexe de l'individu, mais chez plusieurs espèces, plusieurs phénotypes reproducteurs coexistent également à l'intérieur d'un même sexe. Cette variation pourrait provenir de stratégies de reproduction alternatives ou encore de différentes tactiques de reproduction s'inscrivant dans une même stratégie (Gross, 1996). Une

stratégie de reproduction est un programme de règles de décision ayant une base génétique qui régit l'allocation de l'effort reproducteur et somatique. Une stratégie peut donner lieu à différents phénotypes appelés tactiques de reproduction. Pour la plupart des espèces, il n'existe qu'une stratégie de reproduction par sexe, où la règle de décision pour le choix de la tactique dépend du statut de l'individu. Dans ce type de stratégie, appelée « conditionnelle », la tactique choisie devrait donner la meilleure aptitude phénotypique possible pour l'individu (Gross, 1996). Par exemple, pour un mâle, une stratégie peut dicter d'utiliser la tactique de se battre contre les autres mâles s'il est de grande taille, ou d'utiliser la tactique du mâle furtif s'il est de petite taille. Se battre donnera certainement la meilleure aptitude phénotypique pour un mâle qui gagne, mais comme les petits mâles ont une faible probabilité de gagner, ils atteindront leur meilleure aptitude phénotypique en étant furtifs.

1.2 Les coûts de la reproduction

Puisque la reproduction est particulièrement déterminante pour la valeur adaptative et qu'elle est également très coûteuse en énergie (Gittleman et Thompson, 1988; Robbins, 1993), les compromis qu'elle engendre sont déterminants pour l'évolution des histoires de vie et sont au cœur de cette théorie (Hamel et al., 2010a; Reznick, 1985; Stearns, 1989). Ces compromis déterminent, entre autres, le nombre de rejetons par portée, le nombre de portées par année, le nombre d'événements de reproduction au cours de la vie de l'individu, l'espérance de vie de l'individu, la fréquence de reproduction et le moment de la première et de la dernière reproduction (Stearns, 1992).

Les effets négatifs des nombreux compromis entre la reproduction et les autres traits d'histoire de vie sont appelés « coûts de la reproduction » (Williams, 1966). Ces coûts peuvent se mesurer à deux échelles temporelles bien différentes.

- 1) Les coûts à court terme résultant des changements physiologiques liés à la reproduction, par exemple l'effet sur la condition corporelle ou la croissance de l'animal, sont appelés « coûts énergétiques de la reproduction » (Clutton-Brock, 1991; Hamel et al., 2010).
- 2) Les effets à moyen et à long terme de l'investissement parental sur la survie ou sur le succès reproducteur futur sont appelés « coûts de la reproduction sur la valeur adaptative » (*fitness costs of reproduction*) (Clutton-Brock, 1991; Hamel et al., 2010).

Il est important de distinguer ces deux types de coûts, car la reproduction entraîne forcément des coûts énergétiques, mais ceux-ci ne se traduiront pas toujours par des coûts sur la survie ou sur le succès reproducteur futur s'ils sont compensés (Clutton-Brock et al., 1989; Jönsson, 1997; Tuomi et al., 1983; Woodroffe et Macdonald, 1995). Il importe donc de mesurer les coûts de la reproduction à plusieurs échelles afin de bien en comprendre les mécanismes (Stearns, 1989), car la sélection agit sur la valeur adaptative (Pianka, 1976). Il est également important de définir les termes référant aux comportements des parents face à leurs jeunes et aux coûts et bénéfices reliés à ces comportements.

- 1) Les soins parentaux (*parental care*) désignent tout comportement de l'adulte qui aide les jeunes, dispensé avant ou après la naissance (Clutton-Brock, 1991), sans nécessairement avoir un coût énergétique (Lessels, 1991) ou un impact sur l'aptitude future du parent (Hamel et al., 2010). Il peut s'agir de la gestation ou de l'allaitement.
- 2) La dépense reproductrice (*reproductive expenditure/allocation*) désigne la quantité de ressources, en énergie et en temps, allouée à la reproduction. Elle ne fait pas non plus de supposition sur l'aptitude future des parents (Hamel et al., 2010). Elle peut être divisée en dépense d'accouplement et en dépense parentale, et s'appelle dépense maternelle quand elle concerne uniquement les femelles.

- 3) L'effort reproducteur (*reproductive effort*) représente le ratio entre les ressources utilisées pour la reproduction et la quantité totale de ressources du parent, et implique un compromis dans l'allocation de ces ressources entre la maintenance et la reproduction (Williams, 1966, Jönsson, 1997). Cette quantité est théorique et ne se mesure pas empiriquement, bien qu'on puisse l'estimer indirectement par différentes méthodes (Clutton-Brock, 1984; Martin et Festa-Bianchet, 2010; Williams, 1966)
- 4) L'investissement reproducteur (*reproductive investment*) *sensu* Trivers (1972) réfère à la partie des soins parentaux et de la dépense reproductrice qui a des conséquences négatives sur la survie ou le succès reproducteur des parents. C'est cette définition qui sera considérée dans ce mémoire. Par contre, Clutton-Brock et Godfray (1991) le définissent comme les conséquences elles-mêmes des soins parentaux et de la dépense reproductrice, soit un équivalent du terme « coûts de la reproduction sur la valeur adaptative ».

1.2.1 Les coûts de la reproduction chez les femelles mammifères

Chez les mammifères, les coûts de la reproduction diffèrent largement entre mâles et femelles, car leur histoire de vie est très différente (Clutton-Brock et al., 1982). Les femelles sont toujours les seules à donner les soins parentaux de gestation et d'allaitement (Kleiman et Malcolm, 1981). De plus, pour 90% des genres de mammifères, elles sont les seules à donner d'autres soins parentaux directs, tels que la protection contre les prédateurs, ce qui est le cas chez 94% des genres d'ongulés (Kleiman et Malcolm, 1981). Ainsi, pour la majorité des mammifères, les femelles subiront l'intégralité des coûts résultant de l'investissement parental (Clutton-Brock, 1991). Les mâles font plutôt un grand effort d'accouplement, par la compétition pour l'accès aux femelles (Andersson, 1994).

La reproduction des femelles mammifères peut être séparée en plusieurs étapes, chacune comportant ses éléments coûteux: l'accouplement, la gestation, la mise bas, l'allaitement, les

soins post-allaitement et la récupération post-soins (Gittleman et Thompson, 1988). De toutes ces étapes, ce sont l'allaitement, d'abord, et la gestation, ensuite, qui sont les plus coûteuses en énergie (Clutton-Brock, 1991; Clutton-Brock et al., 1989; Gittleman et Thompson, 1988; Robbins, 1993).

1.2.2 Les coûts énergétiques de la reproduction et les tactiques de compensation

Les coûts énergétiques se traduisent fondamentalement par une augmentation du métabolisme due à la reproduction. Chez les mammifères, les femelles gravides en captivité et nourries *ad libitum* ont des besoins énergétiques de 17 à 32% plus élevés que les femelles non reproductrices ; pour les femelles allaitantes, il s'agit d'une augmentation de 65 à 215% (Robbins, 1993). Les coûts énergétiques de l'allaitement sont à leur plus haut niveau durant les deux ou trois premiers mois suivant la mise bas (Clutton-Brock et al., 1982).

Pour rencontrer ces besoins énergétiques accrus, certaines espèces, appelées « reproducteurs à revenu » (*income breeders*), augmentent leur apport calorique de 66 à 188% durant la période de lactation (Gittleman et Thompson, 1988). D'autres espèces qu'on caractérise de « reproducteurs à capital » (*capital breeders*) accumulent plutôt des ressources avant la reproduction (Jönsson, 1997; Stearns, 1992). Ces deux tactiques représentent en fait les extrêmes d'un continuum sur lequel se situent les espèces. Un exemple de reproducteur à capital extrême est la femelle éléphant de mer du nord (*Mirounga angustirostris*) qui accumule des réserves lipidiques avant la lactation et perd 42% de sa masse durant celle-ci (Gittleman et Thompson, 1988). Une tactique pour limiter l'impact de ces coûts énergétiques sur la valeur adaptative est la synchronisation de la reproduction avec la disponibilité des ressources. Les périodes les plus coûteuses du cycle de reproduction sont synchronisées avec les périodes où la disponibilité et la qualité des ressources sont maximales (Clutton-Brock et al., 1989). Ainsi, les coûts peuvent être minimisés en limitant la reproduction aux moments où

les coûts énergétiques peuvent être compensés soit grâce à l'augmentation de l'alimentation, soit grâce aux réserves accumulées (Tuomi et al., 1983).

Les ongulés de climat tempéré utilisent deux de ces tactiques : ils sont généralement des reproducteurs à capital (Stearns, 1992) et saisonniers. L'allaitement, qui demande le plus d'énergie, se déroule durant l'été, quand la végétation est abondante. Quant à la gestation, elle se déroule l'hiver et dépend surtout des réserves d'énergie de la mère, car les ressources alimentaires sont souvent insuffisantes durant cette période (Albon et Langvatn, 1992; Gonzalez et Crampe, 2001). À cause de la longue gestation et de la courte durée de la saison de croissance de la végétation, l'accumulation des réserves durant l'été peut être compromise par les coûts énergétiques de l'allaitement du jeune (Bårdsen et al., 2008; Clutton-Brock et al., 1982; Therrien et al., 2007). Ainsi, à l'automne, les femelles allaitantes sont souvent plus légères que les femelles non-reproductrices (Green et Rothstein 1991, Festa-Bianchet et al. 1998, Testa et Adams 1998, Sand 1998, Reimers et al 2005, Bårdsen et al 2010), indiquant des coûts énergétiques de la reproduction (Festa-Bianchet et al., 1998).

1.2.3 Les coûts de la reproduction sur la valeur adaptative

L'allocation d'énergie à la reproduction peut également avoir des effets à plus long terme sur la valeur adaptative des individus. Une diminution de la valeur adaptative causée par la dégradation physiologique de l'organisme avec l'âge est appelée sénescence (Jones et al., 2008; Kirkwood et Austad, 2000; Rose, 1991). La vision traditionnelle des causes de cette dégradation physiologique, celle de la théorie biodémographique, est que l'énergie allouée à la reproduction diminue la quantité d'énergie disponible pour la maintenance, ce qui contribue à la dégradation de l'organisme (Stearns, 1992). Des études récentes sur les causes proximales de la sénescence indiquent de façon plus détaillée que les dépenses énergétiques liées à la reproduction agissent sur la régulation hormonale, le métabolisme intermédiaire, la fonction immunitaire et la résistance au stress environnemental (Harshman et Zera, 2007).

Les coûts de la reproduction peuvent également se manifester à une échelle temporelle intermédiaire, entre celle des coûts énergétiques et de la sénescence, en affectant directement le succès reproducteur ou la survie lors de l'année suivante (Bouwhuis et al., 2010). De nombreuses études en écologie comportementale portent sur ce type de coûts de la reproduction, qu'on pourrait qualifier de « moyen terme ». Plusieurs espèces voient leur succès reproducteur suivant (Otarie de Kerguelen (*Arctocephalus gazella*): Boyd et al., 1995; campagnol des bois (*Clethrionomys glareolus*): Koivula et al., 2003) ou leur survie (cerf élaphe (*Cervus elaphus*): Clutton-Brock et al., 1983) diminués suite à un épisode de reproduction (revue pour les mammifères: Hamel et al., 2010a).

Dans le cas particulier des reproducteurs à capital, la reproduction cause une diminution de la condition corporelle des femelles, et cette condition corporelle influence généralement leur succès reproducteur (Cameron et al., 1993; Stewart et al., 2005; Testa et Adams, 1998) ainsi que leur survie (Gaillard et al., 2000b; Pelletier et al., 2007). On s'attend donc à ce que le succès reproducteur d'une année influence le succès reproducteur ou la survie l'année suivante puisque les coûts énergétiques créent un lien entre ces épisodes de reproduction consécutifs (Clutton-Brock et al., 1983; Jönsson, 1997; Lunn et al., 1994). Ainsi, la sélection naturelle devrait favoriser un ajustement de l'effort reproducteur basé sur la condition de la femelle à chaque épisode de reproduction (Clutton-Brock et al., 1996; McNamara et Houston, 1996).

Les coûts de la reproduction peuvent se manifester sur plusieurs composantes de la valeur adaptative, dont les plus couramment mesurées sont la survie de la femelle, la probabilité que la femelle produise un jeune (fécondité), la probabilité que ce jeune survive au sevrage et la probabilité que le jeune survive à un an (recrutement). Les traits d'histoire de vie ne sont pas tous affectés de la même façon chez les différentes espèces, même dans un groupe où les stratégies de reproduction sont relativement semblables comme les ongulés. Par exemple, chez le cerf élaphe, la fécondité suivante et la survie des femelles allaitantes est inférieure à celle des femelles non-reproductrices, mais la survie du jeune, sa masse à la naissance et sa

croissance ne sont pas affectées par la reproduction précédente (Clutton-Brock et al., 1983, Clutton-Brock et al., 1989). Chez la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*), la survie de la femelle et la survie du jeune au sevrage ne sont pas affectées, mais la fécondité et la survie du jeune à l'hiver diminuent. Stearns (1989) faisait la distinction entre les coûts « intra-individuels », soit sur la survie de la femelle, et les coûts « intergénérationnels », soit une diminution de la survie du jeune ou de la fécondité de la femelle. Selon Martin et Festa-Bianchet (2010), ces coûts intergénérationnels constituent un transfert des coûts de la reproduction au jeune. Chez le caribou et le renne (*Rangifer tarandus*), les coûts énergétiques de la reproduction sont élevés (Barboza et Parker, 2008) et des reproductions répétées entraînent des pauses reproductrices (Cameron, 1994; Weladji et al., 2008), où la reproduction est complètement évitée à cause d'une condition corporelle faible (Adams et Dale, 1998; Reimers, 1983). Cette diminution de la fécondité permet d'augmenter la probabilité de reproduction l'année suivante (Reimers, 1983). Les pauses reproductrices sont courantes chez certains ongulés (Gaillard et al., 2000b; Hamel et al., 2009a; Moyes et al., 2006; Stewart et al., 2005; Tavecchia et al., 2005; Testa, 2004). Chez d'autres espèces, le succès reproducteur n'affecte pas la fécondité suivante, mais le transfert des coûts au jeune se manifeste par une diminution de l'effort reproducteur alloué à la gestation ou à l'allaitement qui résulte en une diminution de la masse à la naissance, de la croissance ou encore de la survie du jeune. C'est notamment le cas du bison d'Amérique (*Bison bison*) (Green et Rothstein, 1991) et du mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*, Martin et Festa-Bianchet, 2010). Cette diversité dans les effets des coûts démontre l'importance de mesurer leur effet sur plusieurs composantes du succès reproducteur et plusieurs traits d'histoire de vie. De plus, les coûts indirects résultant du transfert des coûts aux jeunes sont plus difficiles à mesurer, car ils impliquent un suivi à plus long terme qui est plus difficile à effectuer, ce qui pourrait mener à sous-estimer les coûts de la reproduction (Martin et Festa-Bianchet, 2010).

1.2.4 Effet de la vitesse du train de vie sur les coûts de la reproduction

La vitesse du train de vie (*pace of life*) est un concept qui permet de situer les espèces sur un continuum de stratégies d'histoire de vie plus ou moins rapides. Ce continuum comporte en fait deux axes indépendants, le premier concernant le compromis entre le nombre et la taille des jeunes, et le deuxième concernant la durée de la croissance, le moment de la primiparité, la durée et le nombre des épisodes de reproduction et la durée de la vie (Bielby et al., 2007). Certaines espèces, comme les rongeurs, ont des vies plutôt courtes et se reproduisent peu de fois, mais ils le font aussi tôt que possible et l'effort reproducteur est élevé pour chaque événement de reproduction (Speakman, 2008). Ils sont donc considérés comme ayant une stratégie « rapide ». Au contraire, les ongulés ont une vie très longue et sont habituellement fortement itéropares (Gaillard et al., 2000b); ils sont donc considérés comme étant du côté « lent » du continuum.

Chez les espèces se situant du côté « lent » du continuum des vitesses de train de vie, la longévité est le trait qui a la plus grande influence sur la valeur adaptative, car la survie permet de nombreux épisodes de reproduction (Gaillard et al., 2000b). Selon la théorie de la canalisation environnementale, la sélection agit contre la variabilité environnementale des traits qui influencent le plus l'aptitude phénotypique (Gaillard et Yoccoz, 2003). Effectivement, la survie des ongulés femelles adultes est souvent entre 85 et 95% avant la sénescence et varie peu entre les années (Gaillard et al., 2000b). Elle apparaît la plupart du temps tamponnée contre les effets du climat ou de la densité (Gaillard et Yoccoz, 2003), alors que la fécondité et la survie juvénile sont beaucoup plus variables (Gaillard et al., 1998a, 2000b). Les espèces longévives ont donc évolué une stratégie de reproduction conservatrice, où les femelles évitent de mettre en jeu leur survie en réduisant leur effort reproducteur lors des années moins favorables (Clutton-Brock et al., 1996; Festa-Bianchet et al., 1998; Hamel et al., 2010a; Therrien et al., 2007) ou lorsque leur condition corporelle est faible (Clutton-Brock, 1988, 1991; Clutton-Brock et al., 1983). Cela leur permet d'améliorer leur condition

corporelle au détriment de leur succès reproducteur ou de la condition corporelle du jeune produit (Festa-Bianchet et Jorgenson, 1998; Williams, 1966). Chez les ongulés, les coûts de la reproduction se manifestent davantage sur la reproduction future (50% des études) que sur la survie (29% des études), alors que c'est le contraire chez les rongeurs (Hamel et al., 2010a).

1.3 Mesurer les coûts de la reproduction

Bien que les compromis entre reproduction actuelle et future soient une supposition centrale à la théorie biodémographique (Clutton-Brock, 1991; McNamara et Houston, 1996; Stearns, 1992) et que la stratégie de reproduction conservatrice des ongulés devrait les rendre sensibles aux coûts de la reproduction sur la reproduction future, seulement la moitié des études sur les ongulés ont trouvé de tels coûts (Hamel et al., 2010a). Plusieurs études rapportent même des corrélations positives plutôt que négatives (original (*Alces alces*): Sand 1998; renne: Weladji et al. 2008), ce qui rend ambiguë la prévalence de tels coûts de la reproduction. En fait, cette ambiguïté provient en grande partie des difficultés méthodologiques dans l'étude des coûts de la reproduction.

1.3.1 La méthode des corrélations phénotypiques

Les coûts de la reproduction peuvent être étudiés aux niveaux phénotypique, génétique et physiologique, ce dernier constituant l'intermédiaire entre les deux premiers (Stearns, 1989). Les compromis à chaque niveau sont cruciaux à la compréhension des coûts de la reproduction (Stearns, 1989). Plusieurs méthodes portant sur un ou plusieurs de ces niveaux ont été classifiées par Reznick (1985) en quatre grandes catégories. D'abord, la méthode des "réponses corrélées à la sélection" (*correlated responses to selection*) étudie la réponse de plusieurs traits d'histoire de vie à la sélection pour un trait donné. Cette méthode permet l'étude du niveau génétique, sans toutefois tenir compte de l'effet de l'environnement, et concerne les coûts sur la valeur adaptative à très long terme et l'évolution de la sénescence.

Ensuite, la méthode des manipulations expérimentales consiste à mesurer la réponse de plusieurs traits d'histoire de vie à la manipulation de l'effort reproducteur, par exemple grâce à l'échange de jeunes entre portées ou à la contraception. Cette méthode permet l'étude des trois niveaux de coûts. La méthode des corrélations phénotypiques mesure, de façon observationnelle, la corrélation statistique entre un index de l'effort reproducteur et la réponse de plusieurs traits d'histoire de vie. Elle permet d'étudier les coûts énergétiques et sur la valeur adaptative au niveau phénotypique. Finalement, la méthode des corrélations génétiques se base sur le pedigree d'une population pour établir si les corrélations entre les traits ont une base génétique (Reznick, 1985), et permet donc d'étudier les coûts sur la valeur adaptative au niveau génétique et de connaître le potentiel évolutif de la stratégie d'histoire de vie.

De ces quatre approches, plusieurs sont difficiles à appliquer pour des grands mammifères sauvages. À cause de la viviparité et des mécanismes très développés de reconnaissance des jeunes, la manipulation de l'effort reproducteur est difficile chez les mammifères et a été plutôt limitée aux rongeurs (Hamel et al., 2010a, mais voir Tavecchia et al., 2005). La méthode de la réponse à la sélection demanderait trop de temps à cause du temps de génération, et les corrélations génétiques exigent de connaître le pedigree des individus. Ainsi, la méthode des corrélations phénotypiques a été très utilisée pour les ongulés (Moyes et al., 2006). Cette méthode ne permet pas de savoir comment ont évolué ou évolueront les compromis, puisqu'on ignore la base génétique de ces compromis (Reznick, 1985), mais elle permet d'étudier les coûts à l'échelle phénotypique, qui déterminent les patrons de covariance qui seront soumis à la sélection naturelle (Stearns, 1989).

Le problème principal de cette méthode est que le succès reproducteur et la survie sont des traits d'histoire de vie complexes qui sont influencés par de nombreuses variables individuelles et environnementales, en plus de l'effort reproducteur précédent. Ainsi, la méthode des corrélations phénotypiques inclue difficilement l'ensemble des variables qui affectent ces traits.

1.3.2 Hétérogénéité individuelle et variation temporelle

De nombreux facteurs génétiques, maternels et environnementaux causent de la variation entre les individus. Par exemple, pour l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*), les traits individuels varient en fonction de la qualité du territoire (Lamontagne, 2007), de l'année de naissance (Descamps et al., 2008) et des caractéristiques de la mère (Descamps et al., 2008; McAdam et al., 2002). L'existence de variation individuelle est un prérequis à la sélection naturelle, mais elle cause des problèmes lors de l'étude des coûts de la reproduction par la méthode des corrélations phénotypiques. L'hétérogénéité du potentiel reproducteur entre les individus est une variable confondante qui peut modifier les corrélations (Clutton-Brock et al., 1983; Hamel et al., 2010a; Jorgenson et al., 1998; Reznick, 1985).

De nombreuses études trouvent des corrélations positives entre plusieurs traits d'histoire de vie à l'échelle de la population, démontrant l'existence de cette hétérogénéité individuelle dans le potentiel reproducteur. Par exemple, chez les femelles de cerf élaphe, 11 traits d'histoire de vie sont corrélés positivement, incluant la longévité, le succès reproducteur annuel moyen, le nombre de mâles produits au cours de la vie, la masse et la date de naissance des jeunes (Moyes et al., 2009). Chez la chèvre de montagne, la masse, le rang social, la longévité, le succès reproducteur à la dernière opportunité et le succès reproducteur annuel moyen étaient également corrélés positivement (Hamel et al., 2009a). On trouve aussi souvent de l'auto-corrélation dans le succès reproducteur d'une même femelle d'une année à l'autre (Beauplet et al., 2006; Reznick et al., 2000). Ces nombreuses corrélations positives ne signifient pas nécessairement qu'il n'y a pas de compromis, mais plutôt que l'hétérogénéité est assez prononcée pour masquer les compromis s'il y en a (Van Noordwijk et De Jong, 1986). Puisque les coûts de la reproduction peuvent varier indépendamment de l'hétérogénéité individuelle, il n'y a pas de prédiction claire *a priori* sur la direction que devrait avoir la corrélation en présence à la fois de coûts et d'hétérogénéité individuelle (Wilson et Nussey, 2010). Un coefficient de corrélation négatif indiquerait que les coûts sont plus forts que

l'hétérogénéité, alors qu'un coefficient positif indiquerait que l'hétérogénéité est plus forte que les coûts, mais la magnitude de chacun serait inconnue, alors qu'un coefficient neutre pourrait indiquer soit la présence de coûts et d'hétérogénéité ou l'absence des deux. La variation temporelle, qui peut être causée, par exemple, par les fluctuations de la densité de population ou du climat, peut également être une variable confondante en affectant à la fois le succès reproducteur actuel et futur (Hamel et al., 2010a).

Plusieurs études utilisent tout de même la méthode des corrélations phénotypiques, en incluant des variables reliées au potentiel reproducteur, comme l'âge, la masse ou l'année, dans un modèle statistique (Festa-Bianchet et al., 1998; Hamel et al., 2010a; Lunn et al., 1994). Ainsi, ces variables sont prises en compte et l'hétérogénéité individuelle est en partie expliquée. De plus, les modèles mixtes peuvent quantifier et corriger pour la proportion de la variance de la variable réponse du modèle qui est expliquée par l'hétérogénéité individuelle, mais la variance de la variable explicative n'est pas corrigée par cette méthode (Van de Pol et Wright, 2009). Les études qui contrôlent ainsi pour la variation individuelle ou environnementale tendent à trouver plus souvent des coûts de la reproduction, mais seulement lorsque les variables appropriées sont utilisées (Hamel et al., 2010a). Cependant, dans plusieurs systèmes d'étude, les variables pertinentes peuvent demeurer non mesurées (Van Noordwijk et De Jong, 1986).

1.3.3 Progression des coûts de la reproduction

Chez les femelles mammifères, non seulement les coûts énergétiques de la reproduction s'accumulent à mesure que le cycle reproducteur progresse de la conception au sevrage, mais leur valeur absolue augmente aussi d'étape en étape : la lactation est plus coûteuse que la gestation et la gestation est elle-même plus coûteuse que la conception (Gittleman et Thompson, 1988). Ainsi, dans l'approche par corrélations phénotypiques, l'étape à laquelle l'effort reproducteur est mesuré devrait influencer la probabilité de trouver des coûts de la reproduction. On pourrait s'attendre à trouver davantage de coûts si on mesure les coûts de la

lactation plutôt que de la gestation (Hamel et al., 2010a). Effectivement, chez le cerf élaphe, les coûts sur la valeur adaptative sont plus élevés pour les femelles allaitantes que pour les femelles ayant perdu leur jeune au début de l'été et ayant seulement des coûts de la gestation (Clutton-Brock et al., 1989). Pourtant, la proportion des études trouvant des coûts de la gestation sur la valeur adaptative est la même que pour les coûts de l'allaitement pour les ongulés, et elle est supérieure pour les rongeurs (Hamel et al., 2010a). L'hétérogénéité individuelle pourrait encore une fois être en cause, puisque les femelles en bonne condition ont peu de probabilité de perdre leur jeune et risquent également de subir moins de coûts (Hamel et al., 2010a). De plus, chez les espèces à reproduction saisonnière, le fait que la gestation ait lieu avant la croissance de la végétation pourrait faire en sorte que ses coûts soient plus difficiles à compenser que ceux de la lactation et se traduisent eux aussi par des coûts sur la valeur adaptative (Clutton-Brock et al., 1989). Si la gestation est peu coûteuse, comme le veut la vision traditionnelle, la stratégie de reproduction optimale sera de produire plus de jeunes que la femelle est capable de sevrer (Clutton-Brock et al., 1989). Ainsi, il est important de déterminer les coûts des différentes étapes de la reproduction, car leurs impacts sur la stratégie d'histoire de vie seront différents.

1.4 L'effet de l'âge sur le succès reproducteur et les coûts de la reproduction

Les pressions sélectives changent au courant de la vie d'un individu. Ainsi, les tactiques d'histoire de vie changent selon l'âge, ce qui fait de l'âge un point central de l'étude des histoires de vie, si bien que les modèles traditionnels assumaient que les coûts et bénéfices de la reproduction variaient seulement en fonction de l'âge (Stearns 1992). L'effet de l'âge est maintenant plutôt considéré comme découlant de la condition de l'individu au sens large (McNamara et Houston, 1996), qui est liée à sa croissance, à sa capacité de récolter et d'assimiler la nourriture (Clutton-Brock et al., 1982) ainsi qu'à la dégradation de ses tissus, mais il résume bien les changements généraux qui ont lieu au cours de la vie d'un individu.

Les populations de grands mammifères sont fortement structurées en âge, c'est-à-dire que l'âge influence plusieurs traits d'histoire de vie, en particulier la reproduction (Beauplet et al., 2006; Gaillard et al., 2000b; Lunn et al., 1994). Le succès reproducteur suit habituellement un patron semblable d'une espèce à l'autre. Les femelles adultes ont habituellement le succès reproducteur le plus élevé, alors que celui-ci est plus faible chez les jeunes et les vieilles femelles (Beauplet et al., 2006; Gaillard et al., 2000b). L'effet de l'âge chez les ongulés est habituellement bien décrit par des modèles de trois classes d'âge incluant les jeunes, les adultes et les vieilles femelles (Crampe et al., 2006; Gaillard et al., 2000b) ou par un modèle quadratique, qui permet une amélioration et une diminution progressive du succès reproducteur selon l'âge.

1.4.1 Jeunes femelles et primiparité

Chez plusieurs espèces de mammifères, le succès reproducteur des jeunes femelles est souvent inférieur à celui des femelles plus âgées, tant au niveau de la fécondité que de la survie du jeune, et s'améliore progressivement jusqu'à atteindre un plateau et/ou diminuer (chevreuil (*Capreolus capreolus*): Wauters et al., 1995; mouflon d'Amérique: Bérubé et al., 1999). Une hypothèse pour expliquer cette faible performance en bas âge est que le succès reproducteur dépendrait de l'expérience des individus, qui augmente avec chaque épisode de reproduction (Gaillard et al., 2000b; Lunn et al., 1994). De plus, les jeunes femelles commencent souvent à se reproduire avant d'avoir complété leur croissance (Bassano et al., 2003; Festa-Bianchet et al., 1995; Green et Rothstein, 1991; Lunn et al., 1994), elles ont donc un compromis de plus à faire entre l'énergie allouée à la reproduction et à la croissance (Stearns, 1992). Ainsi, en plus de diminuer leur succès reproducteur actuel (Festa-Bianchet et King, 2007), ce compromis supplémentaire peut mener à des plus grands coûts de la reproduction pour un même succès reproducteur que les femelles adultes (Cam et Monnat, 2000; Curio, 1983; Lunn et al., 1994). Les femelles se reproduisant le plus tôt ont généralement des coûts sur la croissance, qui se traduisent par une moindre prise de masse à l'été de leur première reproduction et une plus

grande perte de masse à l'hiver suivant, mais aussi des coûts à plus long terme sur la masse adulte (Bonenfant et al., 2003; Crête et al., 1993; Festa-Bianchet et al., 1995; Green et Rothstein, 1991). Ces coûts sur la croissance se répercutent parfois par une diminution du succès reproducteur lors des années suivantes (Gallant et al., 2001), particulièrement à haute densité (Festa-Bianchet et al., 1995). Ces coûts élevés de la reproduction en bas âge pourraient mener à une tactique de restreinte reproductrice (*reproductive restraint*), où il serait plus avantageux pour la femelle de retarder sa primiparité pour éviter une grande diminution de sa valeur reproductrice résiduelle (Curio, 1983; Pianka et Parker, 1975). La faible performance des jeunes femelles pourrait donc résulter d'une contrainte, d'une restreinte ou des deux phénomènes, car ceux-ci ne sont pas mutuellement exclusifs.

L'âge de primiparité d'une espèce correspond à l'âge où minimum 10% des femelles sont primipares, c'est-à-dire qu'elles se reproduisent pour la première fois (Gaillard et al., 2000b). Effectivement, l'âge de première reproduction varie entre les individus, car il dépend de la vitesse de croissance et de la condition corporelle de la femelle (Gaillard et al., 1992; Green et Rothstein, 1991; Jorgenson et al., 1993; McNamara et Houston, 1996). Ainsi, la densité de population ou la quantité de ressources disponibles, par leur effet sur la condition des femelles, auront une influence importante sur la variation temporelle de l'âge de primiparité, qui est souvent retardé en haute densité (Eberhardt, 2002; Festa-Bianchet et al., 1995; Gaillard et al., 1992). Le succès reproducteur des jeunes femelles est plus variable en fonction des conditions environnementales que celui des femelles adultes (Gaillard et al., 2000b). L'âge de primiparité semble être un indicateur de la performance reproductrice, car les femelles qui sont primipares plus tôt ont souvent un meilleur succès reproducteur ou une survie supérieure tout au long de leur vie (Bérubé et al., 1999; Green et Rothstein, 1991; Hamel et al., 2009a; Marcil-Ferland et al., In press).

1.4.2 Sénescence

Des études sur les rongeurs, les grands herbivores et les mammifères marins trouvent une diminution du succès reproducteur avec l'âge (otarie à fourrure subantarctique (*Arctocephalus tropicalis*): Beauplet et al., 2006; spermophile de Richardson (*Spermophilus richardsonii*): Broussard et al., 2005; chevreuil : Hamel et al., 2009a). Le déclin progressif du succès reproducteur observé chez les vieilles femelles est souvent attribué à la sénescence, c'est-à-dire une dégradation physiologique générale de l'organisme due au vieillissement (Kirkwood et Austad, 2000; Rose, 1991). La sénescence est un phénomène intra-individuel, et puisque les patrons intra et interindividuels peuvent être très différents, elle est mieux étudiée par des méthodes longitudinales qui documentent les changements de succès reproducteur chez un même individu, par exemple à l'aide de modèles mixtes (Cam et al., 2002; Clutton-Brock, 1988; Nussey et al., 2008; van de Pol et Verhulst, 2006). Comme de nombreux traits d'histoire de vie, la survie et le succès reproducteur sont souvent corrélés positivement (Beauplet et al., 2006; Cam et al., 2002; LeBohec et al., 2007), ce qui entraîne une sélection intra-cohorte où les individus avec le meilleur succès reproducteur se retrouvent majoritaires dans la classe d'âge des vieilles femelles (Nussey et al., 2008). Ce phénomène, nommé mortalité sélective (*selective disappearance*), pourrait mener à une apparente augmentation du succès reproducteur avec l'âge, masquant la sénescence (Cam et Monnat, 2000; Curio, 1983; Nussey et al., 2008). Toutefois, des études sur des données longitudinales confirment que la sénescence est un phénomène généralisé chez les vertébrés terrestres (Jones et al., 2008).

La théorie de la restreinte reproductrice suggère que les individus plus vieux pourraient bénéficier d'une diminution de l'effort reproducteur en fin de vie, puisque l'énergie allouée à la reproduction est en elle-même une cause importante de la dégradation physiologique (McNamara et al., 2009). Cette diminution pourrait ralentir la dégradation physiologique, ce qui permettrait de retarder la mort et fournirait plus d'opportunités de reproduction (McNamara et al., 2009). Puisque les coûts de la reproduction sont souvent moindres lors des

années favorables, cette tactique pourrait permettre aux femelles sénescences de cibler les années favorables pour se reproduire avec une meilleure probabilité de succès et de moindres coûts (Festa-Bianchet et al., 1998; Gaillard et Yoccoz, 2003). Ainsi, la diminution du succès reproducteur observée chez les vieilles femelles pourrait provenir à la fois de la sénescence, une contrainte physiologique, et de cette tactique de restreinte. Par contre, la théorie de l'investissement terminal est en opposition avec celle de la restreinte reproductrice. Selon la théorie de l'investissement terminal, l'effort reproducteur devrait plutôt augmenter avec l'âge, à mesure que l'espérance de vie, et donc la valeur reproductrice résiduelle, devraient diminuer (Clutton-Brock, 1984; Stearns, 1992). Les coûts de l'effort reproducteur sur la valeur adaptative seraient moindres pour les vieilles femelles, car la probabilité de mortalité indépendante de l'effort reproducteur augmente avec l'âge (Pianka et Parker, 1975). On pourrait donc s'attendre à une augmentation du succès reproducteur en fin de vie. Toutefois, à cause de la sénescence, il est également possible qu'un même succès reproducteur représente un effort reproducteur plus grand pour les vieilles femelles (Descamps et al., 2009). Par exemple, chez l'orignal, les femelles subissent de la sénescence reproductrice dans la taille de portée et la qualité des soins parentaux, mais elles augmentent leur effort reproducteur en produisant des jeunes plus lourds (Ericsson et al., 2001). Ainsi, une diminution du succès reproducteur ne falsifie pas nécessairement cette théorie, car tester adéquatement ses hypothèses requière des informations sur la condition des femelles et sur la taille des jeunes en plus des données sur la production et la survie des jeunes (Festa-Bianchet et King, 2007). Cela pourrait expliquer pourquoi cette théorie a reçu peu de support empirique (Nussey et al., 2008). Ne disposant pas d'informations sur la condition des femelles et la taille des jeunes, je ne pourrai pas tester cette théorie dans mon mémoire.

Puisque la condition physiologique des femelles se dégrade à cause de la sénescence, il pourrait être plus difficile de subvenir aux besoins énergétiques de la reproduction pour les vieilles femelles que pour les femelles adultes (Descamps et al., 2009). Pour un même succès reproducteur, une même dépense reproductrice pourrait représenter un plus grand effort

reproducteur, à cause de la moins grande quantité d'énergie totale disponible ou encore du plus grand besoin énergétique pour la fonction de maintenance ou de réparation (Descamps et al., 2009). On s'attend donc à ce que les vieilles femelles aient plus de coûts de la reproduction sur la valeur adaptative que les femelles adultes (Descamps et al., 2009). C'est effectivement le cas chez le cerf élaphe, l'écureuil roux, le mouflon d'Amérique et le mouton de Soay (*Ovis aries*) (Clutton-Brock et al., 1982; Descamps et al., 2009; Martin et Festa-Bianchet, 2010; Tavecchia et al., 2005). Par contre, pour l'otarie à fourrure subantarctique, le bison d'Amérique et la chèvre de montagne, les vieilles femelles subissent moins de coûts de la reproduction que les femelles adultes (Beauplet et al., 2006; Green, 1990; Hamel et al., 2010b). Cette diminution des coûts pourrait être expliquée par une amélioration du rang social avec l'âge qui pourrait compenser les coûts de la reproduction (Côté et Festa-Bianchet, 2001; Rutberg, 1986) ou par un investissement reproducteur qui deviendrait mieux ciblé avec l'expérience (Cameron et al., 2000; Green, 1990; Hamel et al., 2010b).

1.5 Le chamois des Alpes comme modèle d'étude

Le chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra*) est un bovidé de la sous-famille des caprinés dont l'habitat se situe en montagne. L'espèce *R. rupicapra* comprend en fait de nombreuses sous-espèces associées à la chaîne de montagne où elles se trouvent, dont le chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra rupicapra*), sur lequel porte ce mémoire. *R. rupicapra* est très proche phylogénétiquement de *Rupicapra pyrenaica* (Fernández et Vrba, 2005; Masini et Lovari, 1988), qui comprend trois sous-espèces, également isolées sur des chaînes de montagnes différentes : l'isard (*R. pyrenaica pyrenaica*) dans les Pyrénées, le chamois des Abruzzes (*R. pyrenaica ornata*) et le chamois des monts Cantabriques (*R. pyrenaica parva*). À défaut d'un nom français commun, je référerai à cette espèce par son nom latin.

Comme plusieurs ongulés de climat tempéré, le chamois des Alpes se reproduit une fois par an de façon saisonnière. Les femelles produisent un seul jeune par année, la gestation ayant lieu

durant l'hiver et l'allaitement du printemps à l'automne suivant. Le succès reproducteur, mesuré par la présence d'un jeune durant l'été, varie entre 82 et 100% pour les femelles adultes (Houssin et al., 1993; Loison et al., 2002; Pérez-Barberia et al., 1998). Toutefois, les études ont rarement décomposé cette mesure de succès reproducteur en fécondité de la femelle et en survie du jeune. On ignore donc dans quelle mesure chacune de ces composantes contribue à la variation du succès reproducteur des femelles. Chez les deux espèces de *Rupicapra*, l'âge de primiparité des femelles varie entre deux (Houssin et al., 1993; Loison et al., 2002) et trois ans (Crampe et al., 2006; Loison, 1995; Pérez-Barberia et al., 1998; Rughetti et Festa-Bianchet, 2010) selon la densité de population, et semble varier entre les individus selon leur vitesse de croissance en bas âge (Rughetti et Festa-Bianchet, 2010). Le succès reproducteur des vieilles femelles ne diminue pas (Houssin et al., 1993) ou commence à diminuer très tard, entre 12 et 17 ans (Crampe et al., 2006; Loison et al., 2002; Pérez-Barberia et al., 1998), selon les populations. Chez des espèces d'ongulés de longévité semblable, la sénescence reproductrice commence entre 9 et 13 ans (mouflon d'Amérique: Bérubé et al., 1999; cerf élaphe: Clutton-Brock et al., 1983; chèvre de montagne: Côté et Festa-Bianchet, 2001a; daim (*Dama dama*): San José et al., 1999). Dans notre aire d'étude, le succès reproducteur des femelles chamois devrait donc commencer à diminuer entre 10 et 17 ans.

Les coûts de la reproduction sur la valeur adaptative n'ont pas été étudiés chez le genre *Rupicapra*. La survie des femelles adultes est très élevée, jusqu'à 97% dans une population en expansion (Loison et al., 1994), et les femelles peuvent vivre jusqu'à 19 ans (Rughetti et Festa-Bianchet, 2010). L'importante variabilité de la survie à l'hiver des juvéniles, qui est seulement documentée chez *R. pyrenaica* (Crampe et al., 2002, 2006), suggère que ces espèces adoptent une stratégie de reproduction conservatrice, c'est-à-dire que les femelles évitent de mettre en jeu leur survie en réduisant leur effort reproducteur (Clutton-Brock et al., 1996; Festa-Bianchet et al., 1998; Therrien et al., 2007), comme la plupart des grands mammifères (Hamel et al., 2010a). Ainsi, les coûts de la reproduction devraient être exprimés davantage sur la reproduction future que sur la survie de la femelle.

Rughetti et Festa-Bianchet (2010) ont récemment trouvé que les femelles reproductrices étaient moins lourdes à l'automne que les femelles non-reproductrices, mais ces coûts pourraient provenir de la lactation comme de la gestation, puisque la masse au printemps n'a pas été mesurée. De plus, aucune étude n'indique clairement si les chamois sont des reproducteurs à capital ou à revenu. Le bilan énergétique de *R. pyrenaica* est négatif durant l'hiver (Pérez-Barberia et Nores, 1994), mais généralement, la masse des adultes ne diminue pas durant cette période (Pépin et al., 1996), ce qui est contradictoire. Les femelles de chamois des Alpes gagnent environ 3 kg (12% de leur masse moyenne) tard en été (Pioz et al., 2008a), ce qui pourrait représenter des réserves de gras pour l'hiver. Si les femelles chamois sont des reproducteurs à capital, la reproduction devrait réduire la masse au printemps en plus de la masse à l'automne, à cause de la dépense reproductrice de la gestation durant l'hiver.

1.6 Objectifs spécifiques

Ce mémoire vise à étudier les coûts de la reproduction chez les femelles de chamois des Alpes. Pour ce faire, une population de chamois des Alpes a été suivie longitudinalement à moyen terme dans le Piémont, Italie, de 2007 à 2012. 107 femelles ont été capturées et leur succès reproducteur a été suivi sur une à six années afin de déterminer les facteurs influençant le succès reproducteur. Pour les 55 femelles avec deux années de suivi et plus, j'ai comparé le succès reproducteur d'une femelle à son succès reproducteur précédent. J'ai utilisé une nouvelle méthode analytique basée sur les permutations afin de contrôler pour l'hétérogénéité individuelle dans le succès reproducteur. Les femelles ont également été pesées lors de la capture entre avril et juillet, afin de comparer la masse des femelles reproductrices et non-reproductrices durant le printemps et l'été.

Les objectifs spécifiques de ce mémoire sont :

- 1) d'identifier les variables individuelles et environnementales affectant le succès reproducteur des femelles afin de contrôler pour de potentielles variables confondantes;
- 2) de quantifier la contribution relative de la fécondité et de la survie des jeunes au sevrage au succès reproducteur des femelles;
- 3) de déterminer les coûts de la reproduction sur le succès reproducteur futur des femelles, en contrôlant pour l'hétérogénéité individuelle;
- 4) de déterminer les coûts énergétiques de la reproduction sur la masse des femelles au printemps et à l'été.

CHAPITRE 2

AGE-DEPENDENT COSTS OF REPRODUCTION IN FEMALE ALPINE CHAMOIS (*RUPICAPRA RUPICAPRA*)

Mise en contexte

Les coûts de la reproduction sur l'aptitude phénotypique ont été étudiés chez de nombreuses espèces d'ongulés, mais leur prévalence demeure ambiguë car on ne trouve de tels coûts que dans la moitié des études (Hamel et al., 2010a), plusieurs trouvant même des corrélations positives entre les traits d'histoire de vie (Sand 1998; Weladji et al. 2008). Dans cet article, nous étudions les coûts de la reproduction chez les femelles du chamois des Alpes, en utilisant une nouvelle approche qui se base sur une méthode de permutation afin de contrôler pour la variation individuelle. L'étude présentée vise plus précisément à déterminer les facteurs individuels et environnementaux qui influencent le succès reproducteur, déterminer la contribution de la fécondité et de la survie des jeunes au succès reproducteur, déterminer les effets de la reproduction sur la masse des femelles et déterminer les coûts de la reproduction sur le succès reproducteur suivant, en contrôlant pour la variation individuelle.

Les auteurs de cette étude sont moi-même, Marco Festa-Bianchet et Sébastien Rioux-Paquette. Ma contribution à cet article est majeure. J'ai participé à la récolte des données durant trois des six étés de l'étude. J'ai élaboré les objectifs de mon projet, j'ai effectué toutes les analyses statistiques présentées et j'ai rédigé l'article. Le Professeur Marco Festa-Bianchet a effectué plusieurs révisions du manuscrit et a apporté plusieurs commentaires et conseils. Sébastien Rioux-Paquette a contribué à développer les codes statistiques. L'article présenté ici constitue le cœur de ce mémoire et sera soumis à la *Revue Canadienne de Zoologie*.

Age-dependent costs of reproduction in female Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*)

Morin, A., Festa-Bianchet M., Rioux-Paquette S.

Abstract

The costs of reproduction are crucial to life-history theory. Because energy is limited, current reproductive investment is expected to be negatively correlated to future reproductive success, but individual heterogeneity often modifies those correlations. To study the costs of reproduction in relation to age, we captured, weighed, and monitored the reproductive success of individually marked female Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco naturale delle Alpi Marittime* (Italy) between 2007 and 2012, from April to October. We controlled for individual heterogeneity using a new approach based on permutations. For prime-aged females, fecundity was 77% and offspring survival to weaning was 88%. Prime-aged females alternated reproductive successes and failures more often than under a random order, suggesting reproductive costs of reproduction. Reproductive senescence began at 8 years, earlier than expected. Reproductive success was very heterogeneous for old females, suggesting variability in the onset of senescence. Old females showed no costs of reproduction and were heavier than prime-aged females, suggesting reproductive restraint in late life. Lactating females weighed 5% less than non-reproductive females and mass remained stable through the summer, indicating energetic costs of gestation and early lactation. Our results suggest that reproductive tactics and costs vary strongly with age in this species.

Key words: *Rupicapra rupicapra*, Alpine chamois, individual heterogeneity, age, reproductive costs.

Résumé

Les coûts de la reproduction sont cruciaux à la théorie d'histoire de vie. L'énergie étant limitée, l'investissement reproducteur actuel devrait être corrélé négativement au succès reproducteur suivant, mais l'hétérogénéité individuelle modifie souvent ces corrélations. Afin d'étudier les coûts de la reproduction en relation avec l'âge, nous avons capturé, pesé et suivi le succès reproducteur de femelles de chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra*) marquées individuellement dans le *Parco naturale delle Alpi Marittime* (Italie) entre 2007 et 2012, d'avril à octobre. Nous avons utilisé une nouvelle approche basée sur les permutations pour contrôler pour l'hétérogénéité individuelle. Pour les femelles adultes, la fécondité était 77% alors que la survie des jeunes au sevrage était 88%. Elles alternaient davantage entre succès et échec reproducteur que dans un patron aléatoire, suggérant des coûts de la reproduction sur la reproduction suivante. La sénescence commençait plus tôt qu'attendu (8 ans). Pour les vieilles femelles, le succès reproducteur était très hétérogène, suggérant de la variabilité dans l'âge de début de la sénescence. Elles n'avaient aucun coût sur la reproduction suivante et étaient plus lourdes que les femelles adultes, suggérant de la restreinte reproductrice en fin de vie. Les femelles allaitantes pesaient 5% de plus que les non-reproductrices durant tout l'été, indiquant des coûts énergétiques de la gestation et du début de l'allaitement. Nos résultats suggèrent que les tactiques et les coûts de la reproduction peuvent changer selon l'âge chez cette espèce.

Mots-clés: *Rupicapra rupicapra*, chamois des Alpes, hétérogénéité individuelle, âge, coûts de la reproduction.

Introduction

Life-history theory predicts that because individuals have access to a limited amount of resources, they should trade those resources between growth, survival and reproduction to maximize fitness (Stearns, 1992; Williams, 1966). Because reproduction is energetically costly (Gittleman and Thompson, 1988; Robbins, 1993), investment in current reproduction should result in trade-offs with survival or future reproduction (Roff, 2002; Stearns, 1992), but see Harshman and Zera (2007) for a review of other mechanisms explaining trade-offs. Fitness costs of reproduction play a key role in the evolution of reproductive strategies (Roff, 2002) as they represent the most prominent life-history trade-off (Stearns, 1989) and are a central assumption for virtually all explanations of the evolution of parental care (Clutton-Brock, 1991).

For female mammals, gestation and lactation require a very high amount of energy (Gittleman and Thompson, 1988; Robbins, 1993). Many large mammals are capital breeders that rely partly on resources acquired before a reproductive event to supply those energy requirements (Stearns, 1992). Capital breeders typically gain mass before each reproductive event and lose it progressively during reproduction (Jönsson, 1997). Seasonally-breeding temperate ungulates rely on energy stores mostly for gestation, because of the scarcity of resources during winter (Albon and Langvatn, 1992; Gonzalez and Crampe, 2001). Because of their long gestation and short growing season, the accumulation of fat reserves for winter survival and subsequent reproduction conflicts with the high energetic needs of lactation (Bårdsen et al., 2008; Clutton-Brock et al., 1982; Therrien et al., 2007). Lactating females often fail to accumulate as much fat as non-reproductive ones during summer, resulting in lower autumn body condition (Festa-Bianchet et al., 1998; Green and Rothstein, 1991; Testa and Adams, 1998), indicating an energetic cost of reproduction. Since body condition of females generally influences reproductive success (Cameron et al., 1993; Stewart et al., 2005; Testa and Adams, 1998) and female survival (Gaillard et al., 2000b; Pelletier et al., 2007), those energetic costs are likely to

result in fitness costs (Jönsson, 1997). Long-lived species such as large mammals have evolved a conservative reproductive strategy in which females avoid compromising their own survival by restraining their allocation to reproduction (Gaillard et al., 2000b), especially when resources are scarce (Festa-Bianchet and Jorgenson, 1998; Hamel et al., 2010a; Therrien et al., 2007). As a result, the reproductive success of female ungulates is much more variable than their survival (Gaillard and Yoccoz, 2003), so fitness costs of reproduction are mostly expressed as reduced future reproductive success rather than lowered maternal survival (Hamel et al., 2010a).

Faced with poor body condition, females could reduce reproductive allocation either by reducing fecundity (elk (*Cervus elaphus*): Stewart et al. 2005; moose (*Alces alces*): Testa 2004), or by reducing allocation to gestation or lactation, lowering offspring birth mass, growth and/or survival (bison (*Bison bison*): Green et Rothstein 1991, reindeer (*Rangifer tarandus*): Bårdsen et al. 2010, bighorn sheep (*Ovis canadensis*): Martin et Festa-Bianchet 2010). Such a transfer of costs to the offspring would reduce our ability to detect direct fitness costs of reproduction (Martin et Festa-Bianchet, 2010). Reduced fecundity or reproductive effort after conception are non-exclusive costs of reproduction, therefore it is important to identify how each stage of reproductive success is influenced by previous reproduction.

Although trade-offs between fitness components are a central assumption in life-history theory (Clutton-Brock, 1991; McNamara and Houston, 1996; Stearns, 1992) and the conservative strategy of ungulates makes them sensitive to costs on reproductive success, only half of the studies on ungulates found such costs (Hamel et al., 2010a). Many studies even report positive correlations (Sand 1998; Loison et al., 2002; Weladji et al., 2008), so that the prevalence of reproductive costs of reproduction in ungulates remains ambiguous. This ambiguity partly arises from the difficulty of measuring the costs of reproduction accurately. Of the four approaches listed by Reznick (1985; 1992), the method most used for ungulates is phenotypic correlations, because the three other methods (manipulations of reproductive allocation,

genetic correlations and selection experiments) are more difficult to apply to large wild mammals (Moyes et al., 2006). Phenotypic correlations, however, face issues of potentially confounding variables, as individuals generally differ in reproductive potential (Clutton-Brock et al., 1983; Hamel et al., 2010a; Jorgenson et al., 1998; Reznick, 1985). If individuals with high reproductive potential consistently reproduce successfully, current and subsequent reproductive success will be correlated positively at the population scale, obscuring the expected intra-individual negative relationship (Van Noordwijk and De Jong, 1986). The strength of reproductive costs and the amount of individual heterogeneity could vary independently. If the amount of individual heterogeneity is unknown, there is no clear *a priori* expectation of the direction of the correlation between current and subsequent reproductive success (Wilson and Nussey, 2010).

A common method to control for individual heterogeneity is to include variables likely related to reproductive success, such as body mass or age, in a statistical model (Festa-Bianchet et al., 1998; Hamel et al., 2010a; Lunn et al., 1994). In ungulates, reproductive success is generally higher for prime-aged females than for primiparous and senescent ones (Gaillard et al., 2000b). As it influences both current and future reproductive success, age must be controlled for. Age could also influence the strength of reproductive costs, as old females may face higher costs than prime-aged females because of physiological senescence (Descamps et al., 2009; Jones et al., 2008; Kirkwood and Austad, 2000), as reported for some species (Descamps et al., 2009; Festa-Bianchet et al., 1998; Tavecchia et al., 2005). In other species, however, costs are lower for old females (Beauplet et al., 2006; Green, 1990; Hamel et al., 2010b). Early development can be a confounding variable, because of its effect on reproductive success at all ages (Green and Rothstein 1991, Hamel et al. 2009, Marcil-Ferland et al., In press). Also, when yearly variation in resource availability introduces systematic variation in reproductive allocation, environmental heterogeneity must be controlled for (Hamel et al., 2010a). Studies that control for individual and environmental heterogeneity tend to find costs of reproduction more often than those that do not, but only if appropriate

variables are controlled for (Hamel et al., 2010a). As relevant confounding variables often remain unmeasured (Van Noordwijk and De Jong, 1986), a method that controls for individual heterogeneity without the need to control for specific variables would increase the reliability of observational methods for the study of the costs of reproduction.

Here we use a new approach to test if the order of reproductive successes and failures over consecutive reproductive attempts reveals costs of reproduction. Random events such as illness (Pioz et al., 2008a, 2008b) or unsuccessful mating can cause reproductive failures anytime, but if there are costs of reproduction, successes and failures should alternate more often than by chance. By permuting the intra-individual order of successes and failures, we compute the expectation of these events under the null hypothesis and compare it to the observed pattern. We use the structure of the data itself to control for individual heterogeneity by holding individual mean reproductive success constant.

We studied the costs of reproduction in female Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*). Previous studies of the costs of reproduction in ungulates revealed no consistent patterns, leaving the question of why some species or populations show fitness costs and others do not. We thus studied a new species for which fitness costs of reproduction were largely unknown. Female chamois are monotocous, with high prime-age survival (97% in an expanding population, Loison et al. 1994) and can live past 19 years of age (Rughetti and Festa-Bianchet, 2011). For Pyrenean chamois (*R. pyrenaica*), a closely related species (Fernández and Vrba, 2005; Masini and Lovari, 1988), female survival is very high and stable while juvenile survival is density-dependent (Crampe et al., 2006). Female Alpine chamois should thus be very conservative breeders and fitness costs of reproduction should be expressed as reduced future reproduction rather than reduced maternal survival. Rughetti and Festa-Bianchet (2010) found that lactating females were lighter than non-lactating ones in autumn, but it is unknown if this energetic cost of reproduction originates from gestation or lactation and, more importantly, if it leads to fitness costs. In summer, between 82 and 100% of prime-aged

females are accompanied by a kid (Houssin et al., 1993; Loison et al., 2002; Pérez-Barberia et al., 1998), but the proportion of this variability that is due to female fecundity or juvenile survival is usually unknown. Reproductive success is stable until at least 10 or 14 years of age for Alpine chamois (Houssin et al., 1993; Pioz et al., 2008b) and starts decreasing between 12 and 17 years of age for *R. pyrenaica* (Crampe et al., 2006; Loison et al., 2002; Pérez-Barberia et al., 1998), later than ungulate species of similar longevity, for which the onset of reproductive senescence is between 9 and 13 years of age (fallow deer (*Dama dama*): San José et al 1999, mountain goat (*Oreamnos americanus*): Côté and Festa-Bianchet 2001, bighorn sheep: Bérubé et al., 1999; Festa-Bianchet and King, 2007, red deer (*Cervus elaphus*): Clutton-Brock et al 1982). For our study population, we therefore expect that reproductive senescence should begin between 10 and 17 years of age. It is unknown to what extent chamois are capital breeders. Alpine chamois females gain about 3 kg (or 12% of average mass) in late summer (Pioz et al., 2008a), which could represent reserves for the winter. If female chamois are capital breeders, reproduction may reduce spring mass as well as autumn mass, because of allocation to gestation during winter.

Our longitudinal study of marked female chamois therefore aims to assess the energetic and fitness costs of reproduction to understand their mechanisms (Stearns, 1989). Our specific objectives are to 1) identify individual and environmental variables affecting reproductive success to control for potential confounding effects; 2) quantify how fecundity and offspring survival to weaning contribute to reproductive success; 3) determine the fitness costs of reproduction on future reproductive success, controlling for individual heterogeneity; and 4) quantify the costs of reproduction on spring body mass.

Methods

Study area and population

Alpine chamois were studied from 2007 to 2012 in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime* (44°12'N, 7°16'E), south-western Italian Alps. The study area (23 km², elevation 1700 - 3000 m) is the Valasco valley. The forest is dominated by European larch (*Larix deciduas*), Norway spruce (*Picea abies*) and Swiss pine (*Pinus cembra*) but most of the study area is above treeline, with alpine pastures and shrublands. Rock and scree cover 47% of the park (Bocci et al., 2010). The climate is alpine-sub-oceanic, with a wet cool weather (mean rainfall 71 mm/month in summer, mean snowfall 60 cm/month in winter) (Bocci et al., 2010). The Alpine Ibex (*Capra ibex*) is abundant, and roe deer (*Capreolus capreolus*) are present at the lowest elevations. Cattle graze the valley floor during summer. Golden eagles (*Aquila chrysaetos*) and red foxes (*Vulpes vulpes*) are commonly seen, and could potentially prey on young kids (Bertolino, 2003). Wolves (*Canis lupus*), a potential predator of all sex-age classes, are occasional visitors.

There has been no hunting in the Park since 1980. The earliest age of primiparity is 3 years, as typical of *Rupicapra* in stable populations (Crampe et al., 2006; Loison, 1995; Pérez-Barberia et al., 1998). In expanding populations, two-year-old females (Houssin et al., 1993; Loison et al., 2002) may reproduce. In 2008-2009, an epizootic of keratoconjunctivitis followed by a winter of very deep snow led to 40% adult female mortality, much higher than the 10% typical of most years (Rughetti et al., 2011). Therefore, we identified two 'periods' of the study for subsequent analyses: 2007-2009 and 2010-2012. In 2011, a Capture-Mark-Recapture calculation applied to a ground census conducted by the park wardens estimated about 400 chamois in the study area, for a density of 18/km², which is medium-high for *Rupicapra* (Storch 1989: 6-7/km², Allainé et al. 1990: 31/km², Pérez-Barbería et al. 1997: 2-22/km², Loison et al. 1999: 24-34/km²).

We captured 107 females between April and August, 2007 to 2012, using three techniques: chemical immobilization with xylazine (Dematteis et al., 2009), a 625m² rising net (Dematteis et al., 2010) and clover traps baited with salt. We weighed captured chamois with spring scales to the nearest 500 g. We measured hind foot length (cm) and the length of each annual growth increment of the left horn (cm), along the outside curvature. We determined age by the annual growth rings on horns (Schröder and Von Elsner-Shack, 1985). We counted only completed years (kids were considered of age 0). We assessed reproductive status by abdominal palpation for gestation and milking for lactation. We placed VHF radio collars on 100 females and marked all individuals with color plastic ear tags and collars. Unique tag color combinations allowed identification of individuals during observations.

Reproductive success categories

Reproductive status was monitored each year from May to October, for 199 female-years, with an average of 8 sightings/female/year (range between 3 and 30). Since chamois form nursery groups and kids are not always closely associated with their mother, we confirmed a mother-offspring association only if (1) the female suckled the kid (allo-suckling has not been reported in this species) or (2) a kid was always next to a marked female during one observation, especially when travelling (Ruckstuhl and Ingold, 1999). We classified females three years of age and older as “barren” if they were seen at least three times and never with a kid, “offspring lost during summer” if they were seen at least three times without kid after being seen with a kid or “weaning” if their kid survived to September, the monitoring period closest to true weaning in November (Ruckstuhl and Ingold, 1994). For all analyses, reproductive success was defined as having a kid in September: both “barren” and “offspring lost during summer” females were considered unsuccessful. We calculated two components of reproductive success: “offspring production” as the proportion of adult females that produced a kid and “offspring survival to weaning” as the proportion of kids that survived to September. “Previous reproductive success” was the reproductive success of the previous year.

We did not consider reproductive status determined at capture to assign a female to a category of reproductive success; instead, we used it to assess our probability of detecting an offspring knowing that a female was lactating. Of 20 lactating females captured in June, only 1 was classified as barren during observations, indicating a high offspring detection probability. Since 33% of known summer offspring mortality occurred in June ($n=5$), 47% in July ($n=7$) and 20% in August ($n=3$), females captured after June were not considered in this validation.

Statistical analysis

To identify what factors affected reproductive success, we fitted two generalised linear mixed models (GLMM) with the *lmer* function implemented in the package *lme4* (Bates et al., 2011) in R version 2.14.2. We excluded females younger than 3 years, because none lactated. We constructed two models consecutively because we had very different sample sizes for different explicative variables. To maximise statistical power, we built a first model including age, morphological and environmental variables (model 1, $N=83$ females, 186 observations) and a second model including the variables retained in the first model and adding previous reproductive success (model 2, $N=55$ females, 109 observations). We expected no or weak interactions or correlations between previous reproductive success and other variables. Both models were logistic (logit-link function) and based on a binomial error structure, because reproductive success was binomial. Female identity (ID) was included as a random variable to account for repeated measurements of reproductive success in different years (range between 1 and 6 observations/female) and to quantify individual heterogeneity (Pinheiro and Bates, 2000). Significance of this effect was assessed by a log-likelihood ratio test (LRT) comparing models with and without the effect (Pinheiro and Bates, 2000), but we kept it in the model even if not significant.

Model 1: Effects of age, early growth and environment on reproductive success

To assess the effects of age, early growth and environment, we fitted a GLMM of reproductive success with horn growth to age two (L2), study period and age as fixed effects. In female chamois, L2 is an index of early development (Rughetti and Festa-Bianchet, 2011) and should partly control for individual heterogeneity. The interaction between age and L2 was also included, because Rughetti and Festa-Bianchet (2010) reported that early development had a stronger effect on young and old females than on prime-aged adults. We divided the study into two periods of three years: before and after 2009. The “early” period, 2007-2009, should mostly represent unfavorable conditions, because of high density, keratoconjunctivitis and deep snow in 2008-2009. The “late” period, 2010-2012, should represent better years, with lower density and no disease or deep snow.

Model 2: Fitness costs of reproduction and individual heterogeneity

We built a second GLMM to assess the influence of previous reproductive success on current reproductive success, controlling for age, the only variable retained from model 1 (see results). The interaction between age and previous reproduction was also included, to test if costs were stronger for senescent females. No two-year-old females reproduced, so there was no variability in previous reproductive success for three-year-old females, which were removed from the analysis.

Permutation tests

Model 2 could not account for all individual heterogeneity. Therefore, we conducted permutation tests to determine if the order of reproductive successes and failures alternated more often than predicted by a random model. Permutations computed the expected

distribution under random sequences, which served as the null hypothesis to which we compared the observed individual sequences.

We performed 10 000 intra-individual permutations of reproductive success, keeping the same number of successes and failures for each individual and randomly changing their order. We then applied model 2 to each permuted dataset, obtaining 10 000 permuted coefficients of the expected effect of previous reproduction on current reproduction under a random model. Outliers were defined as observations that fall below $Q1 - 1.5(IQR)$ or above $Q3 + 1.5(IQR)$, $Q1$ being the first quartile, $Q3$ the third quartile and IQR the interquartile range ($Q3-Q1$). Outliers did not affect the results so they were kept in the analyses, but were not represented in the figures. We also fitted model 2 to the observed data, to obtain an estimated coefficient of the effect of previous reproduction on current reproduction based on observations. The stronger the costs of reproduction, the more females should alternate between successes and failures, leading to a negative coefficient. If the observed coefficient was within the 5% lower extreme of the distribution of permuted coefficients, it was considered significant.

We repeated this analysis separately for prime-aged and old females to assess if individual heterogeneity and costs of reproduction varied with age. We monitored on average 2.7 breeding occasions per female for both age classes. Separating the models by age classes involved removing the age variable from the models, so the only explicative variable was reproductive success the previous year.

Model 3: Changes in mass

We obtained mass measurements from April to August. Autumn mass has a strong effect on ungulate reproductive success (Cameron et al., 1993; Festa-Bianchet, 1998; Stewart et al., 2005), while spring mass is likely affected by winter conditions and reproductive effort (Festa-Bianchet and Jorgenson, 1998; Festa-Bianchet et al., 1996), and can be independent of autumn

mass (Bårdsen and Tveraa, 2011) because females in better condition tend to lose more mass during winter (Festa-Bianchet and Jorgenson, 1998; Pelletier et al., 2007). Therefore, we did not consider spring mass as a predictor of reproductive success. Rather, we tested the effect of reproductive status on spring body condition. To do so, we fitted a linear model (LM) of mass according to reproductive status (lactating or not at capture), controlling for hind foot length and age, with the *lm* function implemented in R. Each female was weighed only once during the study, so we did not have to include female identity as a random variable. We excluded females younger than 3 years, because none lactated. We controlled for possible summer mass gain and for winter severity by including Julian date (day 1 being January 1st) and year, as well as the interaction between them, to account for possible differences among years. Year was a categorical variable. Analyses were restricted to non-gestating females (barren or lactating). From April to June 15, mass could only be considered for barren females, because all reproductive females were gestating. A preliminary analysis indicated that the mass of barren females did not vary during this period, so we included these females in the analysis.

Model selection

Model selection was based on the lowest second-order Akaike Information Criterion (AICc), a measure of the inverse of the likelihood of the model corrected for the number of parameters to estimate, and corrected for small sample size (Burnham and Anderson 2002). We defined a set of candidate models and computed the AICc of each model. We computed the weight of evidence of each model (w_i) – the likelihood that a model, given the data, is the best one within the set of competing models. If none of the candidate models had a weight > 0.95 , we evaluated regression coefficients, their unconditional standard errors and their 95% confidence intervals by multi-model inference. Model selection and multi-model inference were done with the package *AICcmodavg* (Mazerolle, 2012) in R. Model selection of the mixed-models was done using the maximum likelihood (ML) and the multi-model inference was done using the restricted maximum likelihood (REML).

Age structure

In a preliminary step to modelling, we used AICc to determine the age structure that provided the best fit with reproductive success and mass as response variables. For the effect of age on reproductive success, we tested two models with a linear effect, two with a quadratic effect, one with one class per age, a broken-stick model with the break at age 4, and two sets of age classes that differed in the age of the onset of senescence. One linear and one quadratic model pooled all females ten years and older because of small sample size for old females. In the first set of age classes, we considered females aged 3 as young, those aged 4-7 as prime-aged adults and females aged 8 years and older as senescent, while in the second set of classes, the ages were separated as 3, 4-8 and 9 years and older. We chose the first set of age classes with senescence beginning at age 8 (see Annexe 1 for model selection). For the effect of age on mass, we tested a linear effect, a quadratic effect, a broken-stick regression with the break at age 4 and one with the break at age 5, a model with one class per age and a model with three age classes: 3 years, 4-7 years and 8 years and older. The best age structure was with three age classes, which we used to model factors affecting mass. Averages are presented as mean \pm SE.

Results

Influence of age, early growth and study period on reproductive success

The minimum age of primiparity was three years. Mean yearly reproductive success for females aged three years and older was 0.63 ± 0.034 (range: 0.5 to 0.72). Model selection produced four equivalent models of factors affecting reproductive success, whose combined weight of evidence was 0.89 (Table 1). All four models included age, two included study period, two included horn growth to age two (L2) and one included its interaction with age (Table 1).

Table 1. Selection of logistic mixed models of the effects of age, horn growth to age two and study period on the reproductive success of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Piedmont, Italy, 2007-2012 (N=83 females, 186 observations).

#	Models ^a	K ^b	AICc	Δ_i	w_i
1	Age	4	243.43	0.00	0.44
2	Age+Period	5	244.50	1.07	0.26
3	Age+L2+Period	6	246.41	2.98	0.10
4	Age*L2	7	246.61	3.17	0.09
5	Age*L2+Period	8	247.61	4.18	0.05
6	Null	2	248.97	5.54	0.03
7	Period	3	249.55	6.12	0.02
8	L2	3	250.79	7.35	0.01
9	L2+Period	4	251.42	7.98	0.01

^a: Age is a categorical variable: 3-year-olds, 4- to 7-year-olds and ≥ 8 -year-olds; Period is a categorical variable: "Early": 2007-2009 and "Late": 2010-2012; L2: horn growth to age two.

^b: K, number of parameters; AICc, second order Akaike information criterion, Δ_i , delta AICc, w_i , model weight of evidence

We estimated regression coefficients and standard errors with a multi-model averaging approach, where the parameters of these four models had a preponderant effect (Table 2). Age had a strong influence on reproductive success, which was lowest for three-year-olds (0.31 ± 0.16), peaked for females aged four to seven years (0.71 ± 0.06) and decreased for females eight years and older (0.61 ± 0.08 , Fig. 1). Other individual and environmental variables had small effect sizes and confidence intervals that included 0. Annual reproductive success was slightly higher in the "late" study period (2007-2009: 0.69 ± 0.07 , 2010-2012: 0.71 ± 0.06 , predictions in the response scale from a GLMM). L2 had a positive effect only for three-year-olds, whose predicted reproductive success ranged from 0.27 ± 0.18 for females with the shortest horns to 0.40 ± 0.26 for those with the longest horns. Because there were only 16 three-year-olds, standard errors were large. There were consistent differences in individual reproductive success, as revealed by the significant effect of female ID as a random variable (Table 2).

Table 2. Coefficients for the explanatory variables included in the reproductive success models of female chamois (*Rupicapra rupicapra*), from Table 1.

	β	SE	95% CI
Fixed effects			
(Intercept)	1.02	1.16	-1.26, 3.29
Age ^a			
3 years	-1.91	0.63	-3.14, -0.67
≥ 8 years	-0.50	0.39	-1.25, 0.26
Period ^b			
Early	-0.41	0.38	-1.16, 0.33
L2	0.06	0.13	-0.18, 0.31
L2 :age			
L2 : 3 years	0.80	0.50	-0.17, 1.78
L2 : ≥ 8 years	0.23	0.26	-0.27, 0.73
	Variance	X^2 (df)	p
Random effects			
Female ID	0.84	4.41 (1)	0.036

Nota: Estimated coefficients (β), standard errors (SE) and 95% confidence intervals (CI) of fixed effects were calculated following a multi-model inference approach and are given in the logit scale.

^a: Prime-aged females (4-7 years) and "Late" (2010-2012) period were considered as references in the analysis

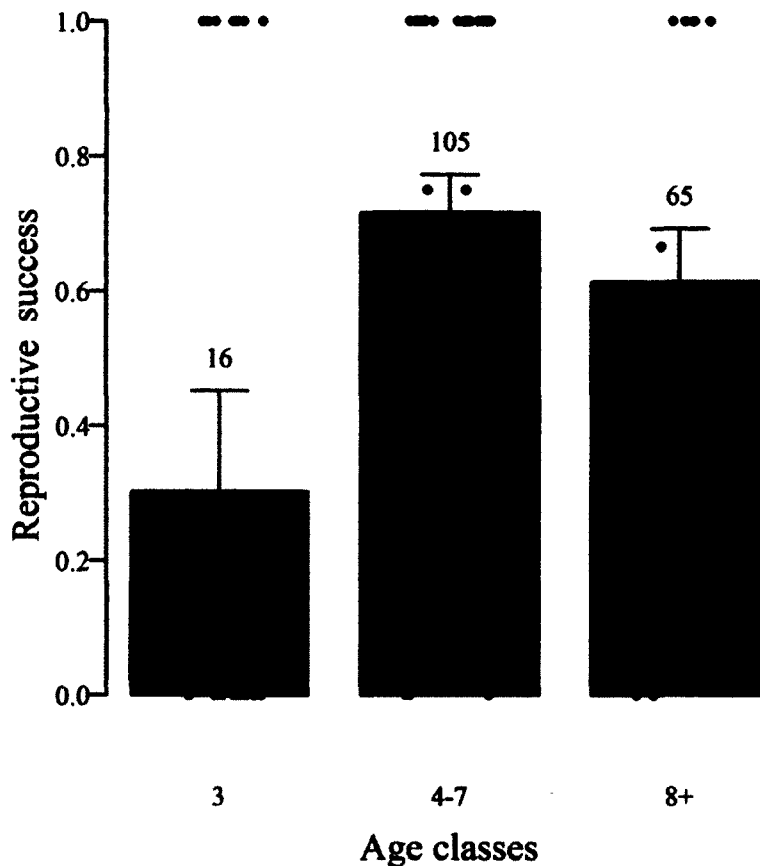


Fig. 1. Age-specific reproductive success of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Piedmont, Italy, 2007-2012. Means were predicted by multi-model inference based on models in Table 1, for the “late” study period. Horn growth to age two was held constant at its mean (12.3 cm). Bars represent one standard error. Black dots represent the average reproductive success for individuals within each age class; for 3-year-olds, these always indicate a single observation of reproductive success and for 4-7-year-olds, these always represent two observations or more. Numbers refer to female-years for each age class.

Components of reproductive success

The mean fecundity for prime-aged females was 0.77 ± 0.05 and changed with age similarly to reproductive success, but showed weaker senescence than reproductive success (Fig. 2; 3-year-olds: -2.63 ± 0.75 , 95% CI: -4.1, -1.16; ≥ 8 -year-olds: -0.41 ± 0.52 , 95% CI: -1.41, 0.61,

coefficients estimated from a GLMM in the logit scale, reference: 4- to 7-year-olds). Offspring survival to September was 0.88 ± 0.03 and did not vary with maternal age (3-year-olds: -1.39 ± 3.77 , 95% CI = -8.78, 6; ≥ 8 -year-olds: 0.77 ± 1.31 , 95% CI = -3.34, 1.8). Female identity was significant as a random factor (offspring production: 2.08, $X^2 = 4.85$, $p = 0.023$, offspring survival to September: 18.5, $X^2 = 5.15$, $p = 0.028$).

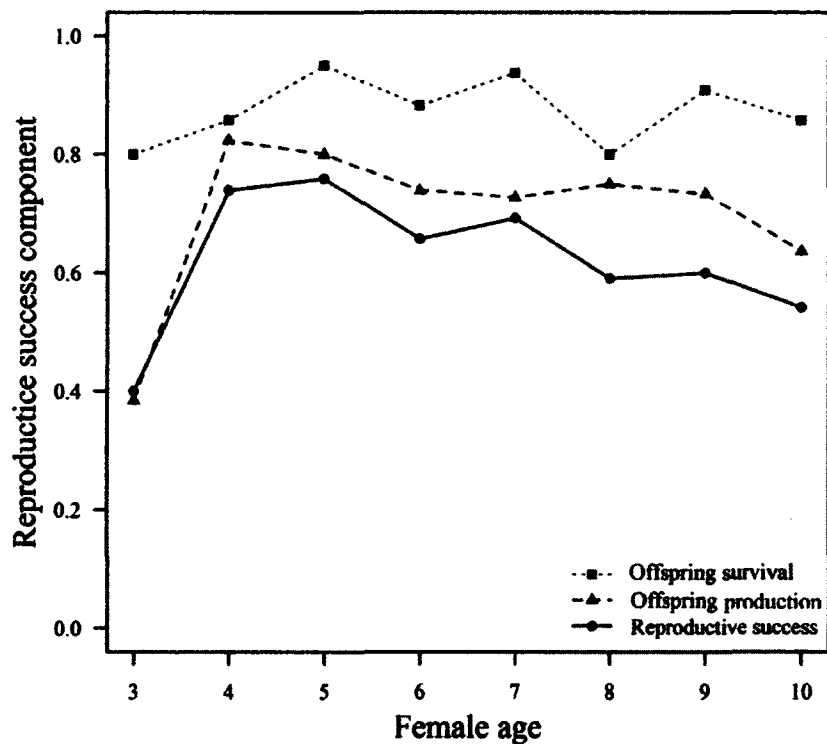


Fig. 2. Age-specific offspring production, offspring survival to September and reproductive success (presence of an offspring in September) for female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Piedmont, Italy, 2007-2012. Sample size: offspring production: $N=78$ females, 157 female-years; offspring survival to September: $N=65$ females, 112 female-years; reproductive success: $N=88$ females, 199 female-years. Values at age 10 are means for all females aged 10 to 13 years, pooled because of small sample size (for reproductive success: 15 female-years aged 11 to 13 years).

Reproductive costs of reproduction

Model selection by AICc (Table 3) of the factors affecting reproductive success when considering reproductive success the previous year suggested that the best model included only the effect of age. All candidate models, however, had delta AICc inferior to 2.46 and could be considered equivalent, including the null model. Therefore, model-averaged estimates are better indicators of the influence of the variables (Table 4).

When previous reproductive success was included in the model, inter-individual variance was higher than in the model without this effect, but was no longer significant, probably because of the smaller sample size. The decrease in reproductive success with age was more pronounced than when previous reproductive success was not included in the model (-0.52 ± 0.39 vs. -1.12 ± 0.65 , Tables 2 and 4). Pooling prime-aged and old females, previous reproduction had a weak negative effect on current reproductive success, but the confidence interval included 0. There was a positive interaction between age and previous reproductive success, but the confidence interval included 0. This interaction suggests that the negative effect of previous reproductive success was somewhat stronger for prime-aged females, but the effect became positive for old females (Fig. 3). Although this interaction was not significant, it had a strong effect size and it could be important to understand the cost of reproduction, therefore we present the predictions of model 4 (Table 3) instead of the multi-model inference predictions (Fig. 3). Only 42% (CI: 0.26, 0.59) of old females that failed to reproduce the previous year reproduced successfully, while old females that reproduced successfully the previous year had current reproductive success similar to that of prime-aged females (0.69, CI: 0.52, 0.82, predictions in the response scale from a GLMM, Fig. 3).

Table 3. Selection of logistic mixed models of the effect of age and reproductive success the previous year on the reproductive success of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Piedmont, Italy, 2007-2012 (N=55 females, 109 female-years).

#	Models ^a	K ^b	AICc	Δ_i	w_i
1	Age	3	134	0.00	0.37
2	Null	2	135	0.64	0.27
3	Previous repro + age	4	136	2.02	0.13
4	Previous repro * age	5	136	2.22	0.12
5	Previous repro	3	136	2.46	0.11

^a: Age is a categorical variable divided into 3-year-olds, 4- to 7- year-olds and ≥ 8 -year-olds; Previous repro: reproductive success the previous year.

^b: K, number of parameters; AICc, second order Akaike information criterion, Δ_i , delta AICc, w_i , model weight

Table 4. Coefficients for the explanatory variables included in the reproductive success models of female chamois (*Rupicapra rupicapra*), from Table 3.

	β	SE	95% CI
Fixed effects			
(Intercept)	1.48	0.56	0.39, 2.57
Age ^a			
≥ 8 years	-1.12	0.65	-2.39, 0.14
Previous repro	-0.45	0.62	-1.66, 0.76
Previous repro: Age ^a			
≥ 8 years	1.79	1.12	-0.40, 3.98
	Variance	X^2 (df)	p
Random effects			
Female ID	2.06	2.41 (1)	0.12

Nota: Estimated coefficients (β), standard errors (SE) and 95% confidence intervals (CI) were calculated following a multi-model inference approach and are given in the logit scale.

^a Prime-aged females (4 to 7 year-olds) were considered as references in the analysis

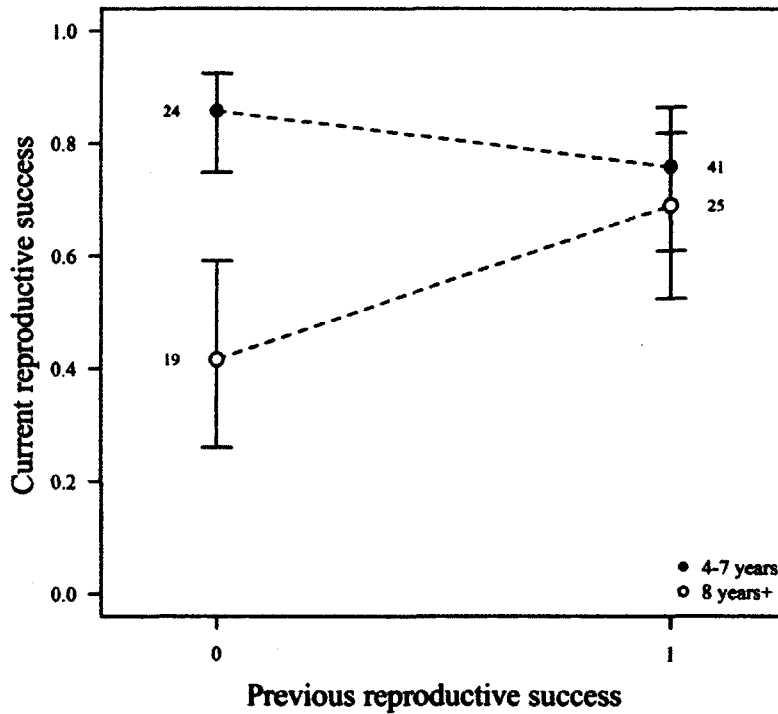


Fig. 3. Effects of age class and reproductive success the previous year on the reproductive success of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Piedmont, Italy, 2007-2012, based on model 4 of Table 3 (previous reproduction*age). Bars represent one standard error. Numbers refer to female-years.

For old females, reproductive failures were more common than for prime-aged females and tended to happen more in consecutive years: consecutive failures only occurred on 9% of occasions for prime-aged females, but on 30% of occasions for old females (Table 5). On the contrary, reproductive successes in consecutive years occurred in nearly the same proportion for both age classes. Consequently, old females changed reproductive status in consecutive years in 30% of occasions, while prime-aged females changed status in 45% of occasions.

Table 5. Number (n.) and proportion (prop) of occasions when a female chamois (*Rupicapra rupicapra*) had consecutive reproductive successes, consecutive failures, or a change in reproductive success over two years in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Piedmont, Italy, 2007-2012 ($N=55$ females, 109 female-years).

	Prime-aged		Old	
	N.	Prop.	N.	Prop.
Two successes	30	0.46	18	0.41
Two failures	6	0.09	13	0.30
Change	29	0.45	13	0.30

Permutation tests

In a model built from observed data of prime-aged females, the coefficient of the effect of reproductive success the previous year on current reproductive success was -0.69 ± 0.74 , not different from 0. This coefficient, however, should not be compared to 0 but to the null hypothesis generated by the permutation test. For the 10 000 permutations of intra-individual order of successes and failures, permuted coefficients for prime-aged females varied from -1.5 to 1 (plus 1 outlier) with an average of -0.12 ± 0.003 (Fig. 4a). This slightly negative average indicates that, under the null hypothesis of a random pattern of successes and failures, the correlation between current and previous reproductive success would be negative, even without reproductive costs, because of the structure of the data, indicating a moderate level of heterogeneity. The observed coefficient (-0.69) was at the lower extreme of this distribution, as only 6% of the permuted coefficients were lower ($p=0.06$), indicating a nearly-significant negative effect of previous reproductive success. For older females, the permuted coefficients varied from 0.8 to 4.8 (plus 6 outliers) with a mean of 1.89 ± 0.004 (Fig. 4b), and the observed coefficient was 1.72 ± 0.66 . Only 37% of permuted coefficients were less than the observed coefficient ($p=0.37$). Therefore, for old females, the pattern of successes and failures was not different from a random order.

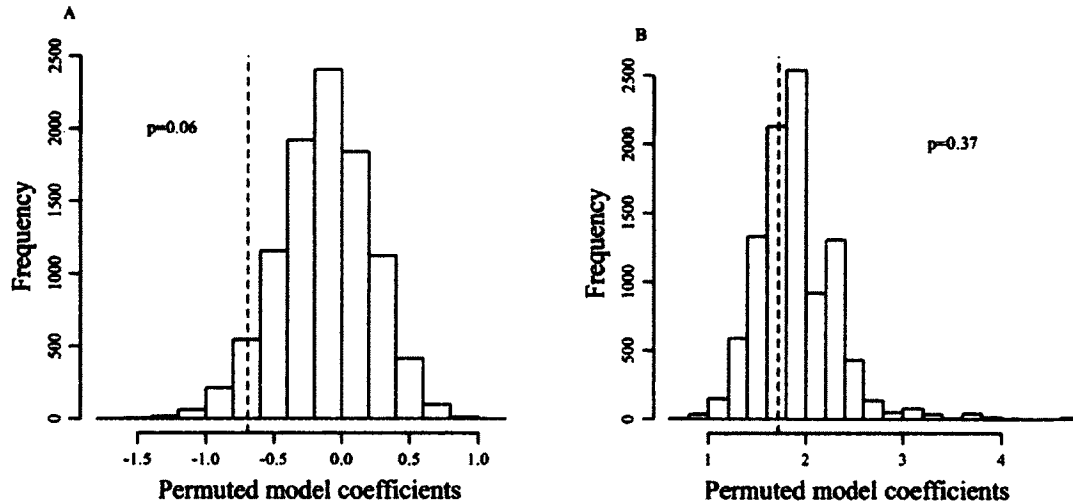


Fig. 4. Distribution of permuted coefficients (logit scale) of previous reproductive success on current reproductive success for 10 000 permutations of the intra-individual order of reproductive successes and failures of female chamois (*Rupicapra rupicapra*), *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Piedmont, Italy, 2007-2012. Dashed lines represent the observed coefficients. (a) Prime-aged females ($n=38$ females, 65 female-years). One outlier ($x=-11$) not shown. (b) Old females ($n=26$ females, 44 female-years). 11 outliers ($5 < x < 22$) not shown.

Somatic costs of reproduction

Prime-aged females weighed on average 24.5 kg. Two models of factors affecting female mass had a delta AICc lower than 4. Both included reproductive status, age and hind foot length and one included the interaction between hind foot length and reproductive status (Table 6). Their combined weight of evidence was 0.93. We evaluated the effect of each variable with a multi-model inference approach (Table 7).

Table 6. Selection of general linear models of the effect of reproductive status, age, year, Julian date and hind foot length on summer body mass of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Italy, 2007-2012 ($n=71$ females).

#	Models ^a	K ^b	AICc	Δ_i	w_i
1	Foot*Repro+Age	7	302.31	0.00	0.56
2	Foot+Repro+Age	6	303.21	0.90	0.36
3	Foot+Repro+Age+Year	11	307.87	5.56	0.03
4	Repro*Age	7	309.44	7.13	0.02
5	Foot+Repro+Age+Year+Date	12	310.65	8.34	0.01
6	Age+Repro*Date	7	311.68	9.37	0.01
7	Foot+Age+Year+Date	11	311.70	9.39	0.01
8	Age	4	311.84	9.53	0.00
9	Foot	3	325.14	22.83	0.00
10	Foot*Repro+Age+Year*Date+Repro:Date	19	325.59	23.28	0.00
11	Repro	3	329.60	27.29	0.00
12	Null	2	331.09	28.79	0.00
13	Year*Date	13	335.91	33.61	0.00

^a: Repro, reproductive status at capture; Age: linear variable from 3 to 12 years of age; Year: categorical variable from 2007 to 2012; Foot: hind foot length, Day: day of the year (day 1 is January 1st).

^b: K, number of parameters, AICc, second-order Akaike information criterion, Δ_i , delta AICc; w_i , model weight of evidence.

Age had a strong effect: young females weighed 2.26 ± 0.73 kg or 10% less than prime-aged, while old females weighed 2.20 ± 0.60 kg or 10% more than prime-aged females (Fig. 5a). Accounting for age, lactating females averaged 1.21 ± 0.59 kg or 5% lighter than non-lactating females, but this difference depended on hind foot length. Hind foot length was positively correlated to mass, with a difference of 2 kg or 8% between the smallest and the largest female. This relationship was stronger for non-lactating than lactating females, so reproductive status had a stronger influence on the mass of large than small females (Fig. 5b). This interaction was marginally non-significant, but the model including it was slightly better than the one without (Table 6). There was little yearly variation, with mass slightly higher in 2011 than on other years. Mass was not affected by capture date between April and July (Fig. 5c). All other interactions were very weak and their confidence intervals included 0.

Table 7. Coefficients for the explanatory variables included in the linear models of the body mass of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) from Table 6.

Fixed effects	Estimate	SE	95% CI
Intercept	0.16	15.5	-30.23, 30.54
Age			
3 years	-2.26	0.73	-3.7, -0.83
≥ 8 years	2.2	0.6	1.03, 3.38
Reproduction	-1.21	0.51	-2.21, -0.21
Year (2011) ^a	1.46	0.7	0.1, 2.82
Foot	0.44	0.27	-0.08, 0.96
Date	-0.01	0.01	-0.04, 0.02
Foot : Reproduction	-0.92	0.52	-1.93, 0.09
Date : Reproduction	-0.02	0.02	-0.06, 0.03
Date : Year (2007) ^b	0.54	1.18	-1.79, 2.86
Age : Reproduction			
3 years	1.57	1.37	-1.11, 4.24
≥ 8 years	-1	1.23	-3.41, 1.41

Nota: Estimated coefficients (β), standard errors (SE) and 95% confidence intervals (CI) were calculated following a multi-model inference approach.

^a : Example of the year effect for the year with the largest effect, all other years have non-significant effects and are not shown here.

^b : Example of the interaction date:year for the year with the largest effect, all other years have smaller interaction effects (0,01-0,11) and are not shown.

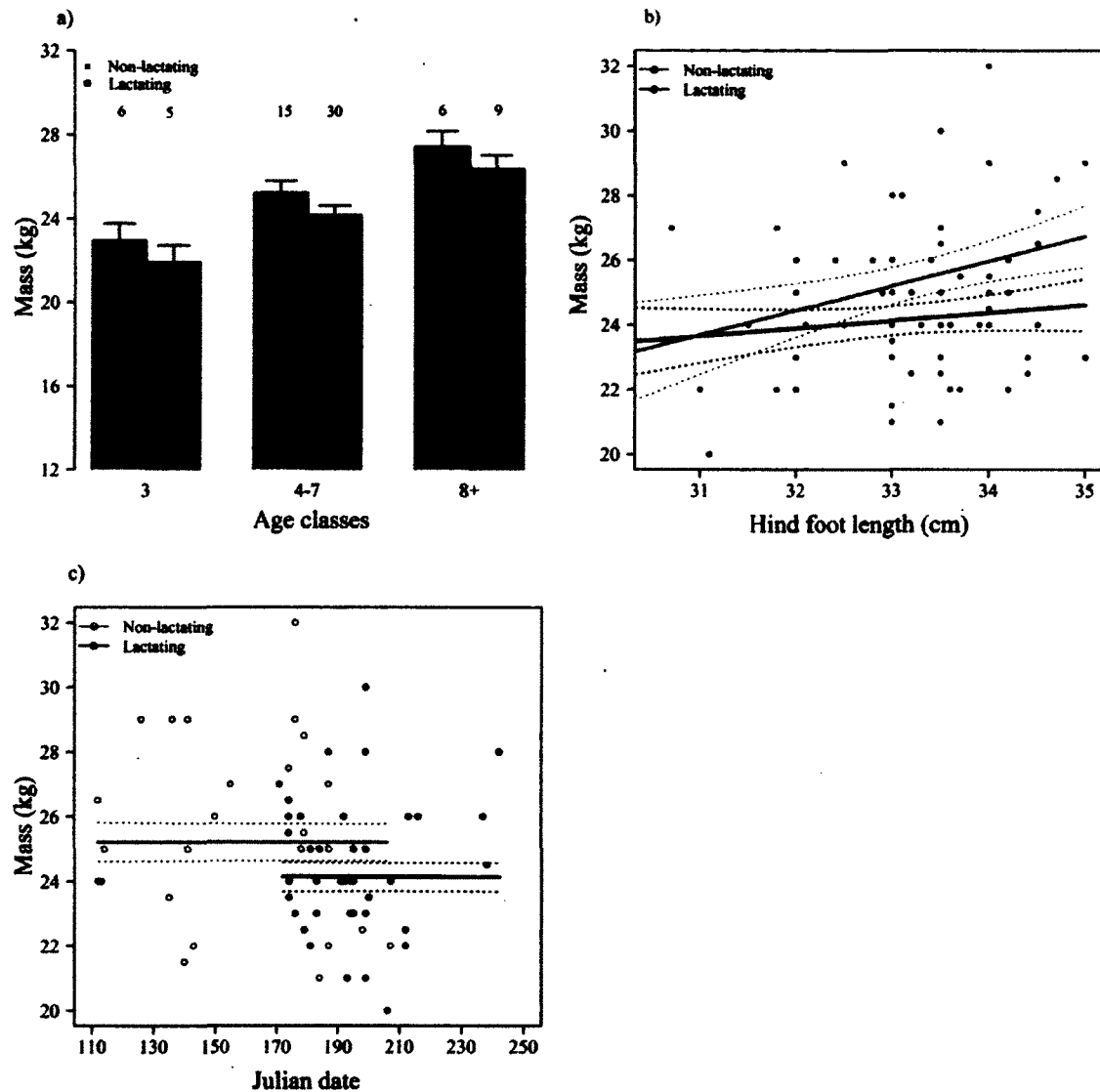


Fig. 5. Effects of Julian date, age class, reproductive status and hind foot length on summer body mass of adult female chamois (*Rupicapra rupicapra*) captured in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Piedmont, Italy, 2007-2012. Regression lines were based on a multi-model inference approach from models of Table 6. Dotted lines show one standard error. (a) Effects of age class and reproductive status, in 2009 and with hind foot length kept constant to its mean value. (b) Effects of hind foot length and reproductive status for prime-aged females in 2009. (c) Effect of reproductive status and absence of effect of Julian date, for prime-aged females in 2009, with hind foot length kept constant to its mean value.

Discussion

Five main results emerge from our analysis of the costs of reproduction for female chamois: 1) reproductive senescence begins earlier than for similar species; 2) there is strong individual variation in reproductive success, especially for old females; 3) offspring production contributes much more to variation in reproductive success than offspring summer survival; 4) there may be fecundity costs of reproduction for prime-aged females; and 5) gestation reduces spring body mass.

Influence of age on reproductive success

Age-specific reproduction of female chamois was broadly similar to that reported for other ungulates, with reproductive success low for younger females, highest for prime-aged females and declining for old females (Gaillard et al., 2000b). Only 31% of three-year-olds reproduced, all other surviving females were primiparous at age four. Primiparity at age three is typical for stable *Rupicapra* populations (Crampe et al., 2006; Loison, 1995; Pérez-Barberia et al., 1998). A delay to age four is likely a sign of low resource abundance, probably caused by the low availability of vegetation in the study area rather than high absolute density (see methods). In our study population, females reach asymptotic size at 3 years of age (Annexe 2), suggesting that most females began reproducing after they had reached adult size, avoiding the costs of reproduction on growth (Bonenfant et al., 2003; Descamps et al., 2009; Stearns, 1992). Late primiparity could compensate the effects of low resource availability on early growth and body condition (Festa-Bianchet et al., 1995).

Reproductive success started decreasing at age 8. This decrease was marginally non-significant (Tables 2 and 4), but the age structure best fitting reproductive success data included a third age-class starting at 8 years of age where reproductive success was lower (Annexe 1), strongly suggesting reproductive senescence. Senescence is a within-individual

process and is best analyzed with longitudinal data (Nussey et al., 2008; van de Pol and Verhulst, 2006). Because our data span one to six years per individual (mean=2.26), a sample size insufficient to detect a within-individual decrease, we used a transversal analysis. Reproductive success is often positively correlated to survival, so that females surviving to old age are those with above-average reproductive success (Bérubé et al., 1999; Cam et al., 2002; Gaillard et al., 2000a). Such selective disappearance would hide reproductive senescence (Cam et al., 2002), making our estimate of senescence-induced decline in reproductive success more conservative. Alternatively, a cohort effect may explain the lower reproductive rate of older females, if they were born in years of unfavourable environmental conditions. Based on results from other ungulates (reviews: Jones et al. 2008; Nussey et al. 2008), however, the senescence hypothesis is the most parsimonious to explain the decrease.

A decrease in reproductive success starting at 8 years of age is 1-4 years earlier than reported for other ungulates (Gaillard et al., 2000b). Offspring production begins to decline at about 9 years of age in fallow deer (San José et al. 1999), 10 years in mountain goats (Côté and Festa-Bianchet 2001) and 13 years in bighorn sheep (Bérubé et al., 1999; Festa-Bianchet and King, 2007) and red deer (Clutton-Brock et al. 1982). In other chamois populations, reproductive success is stable until at least 10 or 14 years of age (Houssin et al., 1993; Pioz et al., 2008b), and for *R. pyrenaica*, senescence begins around 12 to 17 years of age (Crampe et al., 2006; Loison et al., 2002; Pérez-Barberia et al., 1998), suggesting that early senescence is not simply a characteristic of this genus. Instead, it is likely another consequence of limited resource availability, similarly to red deer, where females born at high density experience earlier senescence (Nussey et al., 2007). Eberhardt (2002) suggested that a density-dependent decrease in adult reproductive success usually occurs after a decrease in reproductive success for primiparous females, which was also recorded in our population. The age-specific reproductive pattern of female chamois appears to vary among populations, likely because of differences in resource availability.

Components of reproductive success

Weaning success depends on both offspring production and offspring survival to weaning. It is surprising that 90% of kids seen survived to weaning. The mean for other ungulates is 64% and only three of the 46 populations reviewed by Gaillard et al (2000b) had survival to weaning higher than what we found. Observational studies commonly underestimate the number of births and overestimate juvenile summer survival (Hamel et al., 2010a; Sand, 1998), because neonatal mortality can be high (Gaillard et al., 2000b) and is rarely detected. Female chamois give birth in secluded sites at high altitude (Pérez-Barberia and Nores, 1994; Richard-Hansen et al., 1992), therefore neonatal mortality is difficult to detect. Of 30 gestating females that we captured, however, two were not resighted and 28 were observed with a kid, suggesting that neonatal mortality was very low during our study and unlikely to bias our estimates of parturition rate and juvenile survival.

High survival to weaning independent of maternal age appears typical of chamois, as reported for the *Les Bauges* population (Loison, pers. comm.). Many ungulates have very high fecundity and lower juvenile survival to weaning (Gaillard et al., 2000b), such as roe deer that almost always produce two fawns (Gaillard et al., 1998b) and caribou that have 84% of fecundity and 75% survival to weaning (Weladji et al., 2008). With low fecundity (78%) and high juvenile survival, chamois seem to have the opposite tactic.

Because survival to weaning was very high and fecundity varied with age similarly to reproductive success, variation in reproductive success of female chamois depended mostly on fecundity. Therefore, the lower reproductive success of young and old females is explained by a lower fecundity rather than lower offspring survival. In most vertebrates, juvenile survival is generally more variable than fecundity (Clutton-Brock, 1988), but in many studies, juvenile survival includes post-weaning survival, which we were unable to assess. In temperate environments, juvenile survival of large mammals is often low during winter, especially at

high density (Gaillard et al., 2000b). Of 8 marked kids that were resighted after capture, only 3 were seen the following summer, suggesting that post-weaning juvenile mortality was high and could have a strong influence on reproductive success.

Reproductive costs of reproduction

The mixed model of the relationship between previous and current reproductive success suggested a marginally non-significant age effect. None of the candidate models was better than the null model (Table 3) and 0 was included in the confidence interval for all the variables, but we should not conclude that the variables tested did not affect reproductive success. We used mixed models, which led to a sample size of 55 females, which was quite small to test 3 to 5 parameters with a logistic model. This led to large standard errors, but the effect sizes were substantial.

For prime-aged females, the weak negative effect of previous reproductive success could result from two mechanisms: either there are no costs of reproduction, or costs are masked by individual heterogeneity (Clutton-Brock et al., 1983; Festa-Bianchet et al., 1998; Hamel et al., 2009a; Reznick, 1985). The latter mechanism is suggested by the significant individual variation in reproductive success, indicating heterogeneity. Many other species show individual heterogeneity in reproductive success (Festa-Bianchet et al., 1998; Sand, 1998; Weladji et al., 2008). The permutation analysis strongly suggested that reproductive success alternated between successes and failures more often than expected if there were no costs of reproduction. Therefore, it seems that female chamois face a trade-off between current and subsequent reproductive success. Since offspring survival to weaning was high, the costs likely affected mostly female fecundity, similarly to mountain goats (Hamel et al., 2010b) and red deer (Clutton-Brock et al., 1983). The very high survival of kids to weaning may imply that post-weaning juvenile survival could be a key component of the reproductive success of female chamois.

For old females, the positive relationship between previous and current reproductive success (Fig. 3) indicated strong individual heterogeneity. Many studies that find such positive correlations explain the apparent absence of costs by the existence of heterogeneity, but those are not mutually exclusive mechanisms and it therefore remains unknown if there are fitness costs in such situations (Wilson and Nussey, 2010). For old females, the permutation test indicated no significant costs of reproduction once heterogeneity was controlled for.

Strong heterogeneity and low reproductive success of old females are caused by an increase in the proportion of consecutive reproductive failures, while the proportion of consecutive successes remains constant (Table 5). Therefore, female chamois show reproductive senescence but a subset maintains high reproductive success even at old age, as reported for other ungulates (Côté and Festa-Bianchet, 2001a; Hamel et al., 2009a; Weladji et al., 2006).

Although the costs of reproduction are expected to increase for old females because of senescence (Descamps et al., 2009; Jones et al., 2008; Kirkwood and Austad, 2000), chamois and other species show instead a decrease in costs of reproduction at old age. For old mountain goats, feral horses and bison, lower costs were attributed to increased social rank that may compensate the energetic costs (Côté and Festa-Bianchet, 2001a; Rutberg, 1986) or to better targeting of reproductive investment (Cameron et al., 2000; Green, 1990; Hamel et al., 2010b). Social rank increases with age in female chamois (Locati and Lovari, 1991), but it appears contradictory that it would decrease the costs of reproduction on fecundity without increasing fecundity itself. Instead, the highly heterogeneous decrease in reproductive success supports the suggestion by Rughetti and Festa-Bianchet (2010) that old female chamois are more conservative than prime-aged females. Only those females with high reproductive potential may continue to reproduce in most years, while most old females will skip some reproductive opportunities to avoid survival costs (Gaillard and Yoccoz, 2003). Reproductive restraint at old age could explain the reduced energetic costs of reproduction observed by Rughetti and Festa-Bianchet (2010) and the reduced costs on future fecundity reported here.

Reproductive restraint removes breeding opportunities, which directly affects fitness (Weladji et al., 2006). This tactic may allow the high longevity (McNamara et al., 2009) observed in chamois (Rughetti and Festa-Bianchet, 2011), and may limit reproductive effort to the most favourable years (Gaillard and Yoccoz, 2003) when the costs of reproduction are lower (Festa-Bianchet et al., 1998).

The relationship between age and mass further supports this hypothesis. Generally, mass decreases at the same time as reproductive success for old females (Bérubé et al., 1999; Clutton-Brock et al., 1983; Côté and Festa-Bianchet, 2001a). It is therefore surprising that old female chamois were heavier than prime-aged ones. Consequently, the decrease in reproductive success of old females was not explained by a loss of body condition. Instead, it appears that for a given mass, old females have lower reproductive success than prime-aged females. Physiological senescence could make old females less likely to reproduce and survive than prime-aged ones for a given mass (Jones et al., 2008; Kirkwood and Austad, 2000). It is unknown if mass influences reproductive success for female chamois, but since it does for most ungulates (Gaillard et al., 2000b), we interpret the mass-specific decrease in reproductive success as a more conservative tactic for old females.

Costs of reproduction on summer body mass

As expected, non-reproductive females were heavier than reproductive ones between May and July, indicating an energetic cost of reproduction. Since the mass of all females was stable during this period, differences likely arose from a cost of gestation and early lactation. As for other temperate ungulates, late gestation and early lactation occur during late winter and early spring, when resources are often insufficient to maintain body mass (Albon and Langvatn, 1992). Reproductive females must therefore rely on endogenous energy reserves for reproduction (Festa-Bianchet et al., 1998; Jönsson, 1997). Mass does not seem to vary much between summer and winter for female chamois (Pépin et al., 1996), but it has only been

studied on *R. pyrenaica*. Mass loss following gestation is a good indication that female chamois are capital breeders. Energetic costs of reproduction were already known for female chamois (Rughetti and Festa-Bianchet, 2011), but they were found on autumn mass and attributed to lactation. Instead, our data suggest that the energetic costs of reproduction originate from gestation and early lactation, then persist until autumn.

Many ungulate species show costs of reproduction on body mass (red deer: Clutton-Brock et al., 1983, bighorn sheep: Festa-Bianchet et al., 1998, reindeer: Reimers et al. 2005, Bårdsen et al. 2010), but these are usually measured in autumn rather than in spring. In chamois, costs of reproduction on the mass of lactating females were already detectable in spring. High energetic costs of gestation and early lactation could influence reproductive strategy. Clutton-Brock et al., (1989) suggested that if gestation and early lactation are costly, females should be selected to reproduce only when the probability to wean the young is high, consistent with the high juvenile survival that we found for chamois.

In capital breeders, mass loss during reproduction does not necessarily result in fitness costs (Jönsson, 1997) if it is compensated before the next reproduction (Woodroffe and Macdonald, 1995). Our results and those of Rughetti and Festa-Bianchet (2010), however, indicate that mass costs persist at least until October for chamois. In temperate ungulates, lactation often involves a trade-off with mass gain (Bårdsen et al., 2008; Clutton-Brock et al., 1982; Therrien et al., 2007). Many species have a threshold of mass below which they must take a reproductive pause (Adams and Dale, 1998; Hamel et al., 2009a; Reimers, 1983). In chamois, mass loss may lower future fecundity, as we documented. To reduce the risk of mortality during winter (Pelletier et al., 2007; Sæther, 1997), chamois should adopt a conservative reproductive strategy, as was especially evident in old females.

Another indication that reproduction reduced body mass is that old females were heavier than prime-aged females. Old females reproduce less, which is probably what allows them to gain

mass compared to prime-aged females that reproduce in most years. Similar long-term costs of reproduction on body mass also exist in bison, where older females gain mass and are more often barren than younger females, but produce heavier offspring (Green and Rothstein, 1991).

This study shows that reproduction lowers body mass for female chamois, decreasing subsequent reproductive success for prime-aged females. However, reproductive success was very heterogeneous, especially among old females, reinforcing the need to identify covariates to control for individual heterogeneity. Temporal variation, early growth and spring body mass did not affect reproductive success. Autumn mass, dominance status, birth date, birth mass and maternal effects are unexplored variables that may affect reproduction. Individual variables affecting reproductive success need to be further explored in female chamois. The permutation test controlled statistically for individual heterogeneity and separated its effect from the costs of reproduction. This method is therefore useful to study the costs of reproduction by phenotypic correlations when individual variables are difficult to measure.

Acknowledgements

We are grateful to V. Ruco, M. Morando, M. Pirredda, V. Taing, A. Jodoin-Nicole and M. Busana for their precious help on the field and to M. Rughetti for initiating this project. We also thank G. Canavese, director of the *Parco naturale delle Alpi marittime*, and L. Martinelli for the cooperation in the project, and the park rangers A. Rivelli, E. Piacenza, G. Biglino, M. Dotto, M. Bertaina, P. Fenoglio for their help with the captures. This work was supported by funding from NSERC (Discovery Grant and Accelerator Supplement to MFB and scholarship to AM), FQRNT, MELs and *Parco naturale delle Alpi Marittime*.

References

- Adams, L.G., and Dale, B.W. 1998. Reproductive performance of female Alaskan caribou. *J. Wildl. Manage.* **62**: 1184–1195.
- Albon, S.D., and Langvatn, R. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos* **65**: 502–513.
- Allainé, D., Houssin, H., and Gaillard, J.-M. 1990. Étude de la variabilité spatio-temporelle d'un indice de reproduction dans une population de chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Gibier Faune Sauvage* **7**: 85:94.
- Bårdsen, B.J., Fauchald, P., Tveraa, T., Langeland, K., Yoccoz, N.G., and Ims, R.A. 2008. Experimental evidence of a risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Ecology* **89**: 829–837.
- Bårdsen, B.-J., and Tveraa, T. 2011. Density-dependence vs. density-independence - linking reproductive allocation to population abundance and vegetation greenness. *J. Anim. Ecol.* **81**: 364–376.
- Bårdsen, B.-J., Tveraa, T., Fauchald, P., and Langelan, K. 2010. Observational evidence of risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Oecologia* **162**: 627–639.
- Bates, D., Maechler, M., and Bolker, B. 2011. lme4: linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-42. Available from <http://lme4.r-forge.r-project.org/>.
- Beauplet, G., Barbraud, C., Dabin, W., Küssener, C., and Guinet, C. 2006. Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. *Oikos* **112**: 430–441.
- Bertolino, S. 2003. Herd defensive behaviour of chamois, *Rupicapra rupicapra*, in response to predation on the young by a golden eagle, *Aquila chrysaetos*. *Z. Jagdwiss.* **49**: 233–236.
- Bérubé, C., Festa-Bianchet, M., and Jorgenson, J.T. 1999. Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology* **80**: 2555–2565.
- Bocci, A., Canavese, G., and Lovari, S. 2010. Even mortality patterns of the two sexes in a polygynous, near monomorphic species: is there a flaw? *J. Zool.* **280**: 379–386.

- Bonenfant, C., Gaillard, J.M., Klein, F., and Loison, A. 2002. Sex- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. *Ecography* **25**: 446–458.
- Bonenfant, C., Gaillard, J.M., Loison, A., and Klein, F. 2003. Sex-ratio variation and reproductive costs in relation to density in a forest-dwelling population of red deer (*Cervus elaphus*). *Behav. Ecol.* **14**: 862–869.
- Boyd, I.L., Croxall, J.P., Lunn, N.J., and Reid, K. 1995. Population demography of Antarctic fur seals: the costs of reproduction and implications for life-histories. *J. Anim. Ecol.* **64**: 505–518.
- Burnham, K.P., and Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, Second edition. Springer-Verlag, New York.
- Cam, E., Link, W., Cooch, E.G., Monnat, J.-Y., and Danchin, E. 2002. Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *Am. Nat.* **159**: 96–105.
- Cameron, E.Z., Linklater, W.L., Stafford, K.J., and Minot, E.O. 2000. Aging and improving reproductive success in horses: declining residual reproductive value or just older and wiser? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **47**: 243–249.
- Cameron, R.D., Smith, W.T., Fancy, S.G., Gerhart, K.L., and White, R.G. 1993. Calving success of female caribou in relation to body weight. *Can. J. Zool.* **71**: 480–486.
- Clutton-Brock, T.H. 1988. Reproductive success. University of Chicago Press, Chicago.
- Clutton-Brock, T.H. 1991. The evolution of parental care. *In* Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press, Princeton.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., and Guinness, F.E. 1989. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* **337**: 260–262.
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E., and Albon, S.D. 1982. Red deer: behavior and ecology of two sexes. University of Chicago, Chicago.
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E., and Albon, S.D. 1983. The costs of reproduction to red deer hinds. *J. Anim. Ecol.* **52**: 367–383.
- Côté, S.D., and Festa-Bianchet, M. 2001. Reproductive success in female mountain goats: the influence of maternal age and social rank. *Anim. Behav.* **62**: 173–181.

- Crampe, J.-P., Loison, A., Gaillard, J.M., Florence, É., Caens, P., and Appollinaire, J. 2006. Patrons de reproduction des femelles d'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) dans une population non chassée et conséquences démographiques. *Can. J. Zool.* **84**: 1263–1268.
- Dematteis, A., Giovo, M., Rostagno, F., Giordano, O., Fina, D., Menzano, A., Tizzani, P., Ficetto, G., Rossi, L., and Meneguz, P. 2010. Radio-controlled up-net enclosure to capture free-ranging Alpine chamois *Rupicapra rupicapra*. *Eur. J. Wild. Res.* **56**: 535–539.
- Dematteis, A., Menzano, A., Canavese, G., Meneguz, P.G., and Rossi, L. 2009. Anaesthesia of free-ranging Northern chamois (*Rupicapra rupicapra*) with xylazine/ketamine and reversal with atipamezole. *Eur. J. Wild. Res.* **55**: 567–573.
- Descamps, S., Boutin, S., McAdam, A.G., Berteaux, D., and Gaillard, J.-M. 2009. Survival costs of reproduction vary with age in North American red squirrels. *Proc. R. Soc. Lond. B* **276**: 1129–35.
- Eberhardt, L.L. 2002. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology* **83**: 2841–2854.
- Fernández, M.H., and Vrba, E.S. 2005. A complete estimate of the phylogenetic relationships in *Ruminantia*: a dated species-level supertree of the extant ruminants. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* **80**: 269–302.
- Festa-Bianchet, M. 1998. Condition-dependent reproductive success in bighorn ewes. *Ecol. Lett.* **1**: 91–94.
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., and Jorgenson, J.T. 1998. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *Am. Nat.* **152**: 367–379.
- Festa-Bianchet, M., and Jorgenson, J.T. 1998. Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behav. Ecol.* **9**: 144–150.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., King, W.J., Smith, K.G., and Wishart, W.D. 1996. The development of sexual dimorphism: seasonal and lifetime mass changes of bighorn sheep. *Can. J. Zool.* **74**: 330–342.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., Lucherini, M., and Wishart, W.D. 1995. Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology* **76**: 871–881.
- Festa-Bianchet, M., and King, W.J. 2007. Age-related reproductive effort in bighorn sheep ewes. *Écoscience* **14**: 318–322.

- Gaillard, J.-M., Andersen, R., Delorme, D., and Linnell, J.D.C. 1998. Family effects on growth and survival of juvenile roe deer. *Ecology* **79**: 2878–2889.
- Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., Delorme, D., and Jorgenson, J. 2000a. Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**: 471–477.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A., and Toïgo, C. 2000b. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **31**: 367–393.
- Gaillard, J.-M., and Yoccoz, N.G. 2003. Temporal variation in survival of mammals: A case of environmental canalization? *Ecology* **84**: 3294–3306.
- Gittleman, J.L., and Thompson, S.D. 1988. Energy Allocation in Mammalian Reproduction. *Am. Zool.* **28**: 863–875.
- Gonzalez, G., and Crampe, J.P. 2001. Mortality patterns in a protected population of isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Can. J. Zool.* **79**: 2072–2079.
- Green, W.C.H. 1990. Reproductive effort and associated costs in bison (*Bison bison*): do older mothers try harder? *Behav. Ecol.* **1**: 148–160.
- Green, W.C.H., and Rothstein, A. 1991. Trade-offs between growth and reproduction in female bison. *Oecologia* **86**: 521–527.
- Hamel, S., Côté, S.D., and Festa-Bianchet, M. 2010a. Maternal characteristics and environment affect the costs of reproduction in female mountain goats. *Ecology* **91**: 2034–2043.
- Hamel, S., Côté, S.D., Gaillard, J.M., and Festa-Bianchet, M. 2009a. Individual variation in reproductive costs of reproduction: High-quality females always do better. *J. Anim. Ecol.* **78**: 143–151.
- Hamel, S., Gaillard, J., Yoccoz, N.G., Loison, A., Bonenfant, C., and Descamps, S. 2010b. Fitness costs of reproduction depend on life speed: Empirical evidence from mammalian populations. *Ecol. Lett.* **13**: 915–935.
- Hamel, S., Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., and Côté, S.D. 2009b. Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. *Ecology* **90**: 1981–1995.

- Harshman, L.G., and Zera, A.J. 2007. The cost of reproduction: the devil in the details. *Trends Ecol. Evol.* **22**: 80–86.
- Houssin, H., Loison, A., and Gaillard, J.M. 1993. Participation à la reproduction des femelles de chamois (*Rupicapra rupicapra*) en fonction de leur âge dans une population alpine chassée. *Gibier faune sauvage* **10**: 39–45.
- Jones, O.R., J. M. Gaillard, Tuljapurkar, S., J. S. Alho, Armitage, K.B., Becker, P.H., Bize, P., Brommer, J., Charmantier, A., Charpentier, M., Clutton-Brock, T., Dobson, F.S., Festa-Bianchet, M., L. Gustafsson, Jensen, H., Jones, C.G., Lillandt, B.G., McCleery, R., Merila, J., Neuhaus, P., Nicoll, M.A.C., Norris, K., Oli, M.K., Pemberton, J., Inen, H.P., Ringsby, T.H., Roulin, A., Saether, B.E., Setchell, J.M., Sheldon, B.C., Thompson, P.M., Weimerskirch, H., Wickings, E.J., and Coulson, T. 2008. Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecol. Lett.* **11**: 664–673.
- Jönsson, K.I. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* **78**: 57–66.
- Jorgenson, J.T., Festa-Bianchet, M., and Wishart, W.D. 1998. Effects of population density on horn development in bighorn rams. *J. Wildl. Manage.* **62**: 1011–1020.
- Kirkwood, T.B.L., and Austad, S.N. 2000. Why do we age? *Nature* **408**: 233–238.
- Locati, M., and Lovari, S. 1991. Clues for dominance in female chamois: age, weight, or horn size? *Aggres. Behav.* **17**: 11–15.
- Loison, A. 1995. Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois. Université Claude-Bernard Lyon 1, France.
- Loison, A., Gaillard, J.-M., and Houssin, H. 1994. New insight on survivorship of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) from marked animals. *Can. J. Zool.* **72**: 591–597.
- Loison, A., Jullien, J.M., and Menaut, P. 1999. Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *J. Mammal.* **80**: 620–632.
- Loison, A., Toïgo, C., Appolinaire, J., and Michallet, J. 2002. Demographic processes in colonizing populations of isard (*Rupicapra pyrenaica*) and ibex (*Capra ibex*). *J. Zool.* **256**: 199–205.
- Lunn, N.J., Boyd, I.L., and Croxall, J.P. 1994. Reproductive performance of female Antarctic fur seals: the influence of age, breeding experience, environmental variation and individual quality. *J. Anim. Ecol.* **63**: 827–840.

- Marcil Ferland, D., Festa-Bianchet M., Martin, A.M., Pelletier, F. In Press. Despite catch-up, prolonged growth has detrimental fitness consequences in a long-lived vertebrate. *Am. Nat.*
- Martin, J.G., and Festa-Bianchet, M. 2010. Bighorn ewes transfer the costs of reproduction to their lambs. *Am. Nat.* **176**: 414–423.
- Masini, F., and Lovari, S. 1988. Systematics, phylogenetic relationships, and dispersal of the chamois (*Rupicapra spp.*). *Quat. Res.* **30**: 339–349.
- Mazerolle, M.J. 2012. AICcmodavg: Model Selection and Multimodel Inference Based on (Q)AIC(c). R package version 1.24. Available from <http://cran.r-project.org/web/packages/AICcmodavg/index.html>.
- McNamara, J.M., and Houston, A.I. 1996. State-dependent life histories. *Nature* **380**: 215–221.
- McNamara, J.M., Houston, A.I., Barta, Z., Scheuerlein, A., and Fromhage, L. 2009. Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proc. R. Soc. Lond. B* **276**: 4061–6.
- Moyes, K., Coulson, T., Morgan, B.J.T., Donald, A., Morris, S.J., and Clutton-Brock, T.H. 2006. Cumulative reproduction and survival costs in female red deer. *Oikos* **115**: 241–252.
- Van Noordwijk, A.J., and De Jong, G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *Am. Nat.* **128**: 137–142.
- Nussey, D.H., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., and Gaillard, J.M. 2008. Measuring senescence in wild animal populations: towards a longitudinal approach. *Funct. Ecol.* **22**: 393–406.
- Nussey, D.H., Kruuk, L.E.B., Morris, A., and Clutton-Brock, T.H. 2007. Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of red deer. *Curr. Biol.* **17**: R1000–1.
- Pelletier, F., Réale, D., Garant, D., Coltman, D.W., and Festa-Bianchet, M. 2007. Selection on heritable seasonal phenotypic plasticity of body mass. *Evolution* **61**: 1969–1979.
- Pépin, D., Faivre, R., and Menaut, P. 1996. Factors affecting the relationship between body mass and age in the izard. *J. Mammal.* **77**: 351–358.

- Pérez-Barberia, F.J., Mutuberria, G., and Nores, C. 1998. Reproductive parameters, kidney fat index, and grazing activity relationships between the sexes in cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*. *Acta Theriol.* **43**: 311–324.
- Pérez-Barberia, F.J., and Nores, C. 1994. Seasonal variation in group size of Cantabrian chamois in relation to escape terrain and food. *Acta Theriol.* **39**: 295–305.
- Pérez-Barbería, F.J., Oliván, M., Osoro, K., and Nores, C. 1997. Sex, seasonal and spatial differences in the diet of Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*. *Acta Theriol.* **42**: 37–46.
- Pinheiro, J.C., and Bates, D.M. 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer-Verlag, New York.
- Pioz, M., Loison, A., Gibert, P., Jullien, J.-M., Artois, M., and Gilot-Fromont, E. 2008a. Antibodies against Salmonella is associated with reduced reproductive success in female alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Can. J. Zool.* **86**: 1111–1120.
- Pioz, M., Loison, A., Gibert, P., Jullien, J.-M., Artois, M., and Gilot-Fromont, E. 2008b. Diseases and reproductive success in a wild mammal: example in the alpine chamois. *Oecologia* **155**: 691–704.
- Van de Pol, M., and Verhulst, S. 2006. Age-dependent traits: a new statistical model to separate within- and between-individual effects. *Am. Nat.* **167**: 766–773.
- Reimers, E. 1983. Reproduction in wild reindeer in Norway. *Can. J. Zool.* **61**: 211–217.
- Reimers, E., Holmengen, N., and Myrsetrud, A. 2005. Life-history variation of wild reindeer (*Rangifer tarandus*) in the highly productive North Ottadalen region, Norway. *J. Zool.* **265**: 53–62.
- Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* **44**: 257–267.
- Reznick, D. 1992. Measuring the costs of reproduction. *Trends Ecol. Evol.* **7**: 42–45.
- Richard-Hansen, C., Gonzalez, G., and Gerard, J.-F. 1992. Structure sociale de l'isard (*Rupicapra pyrenaica*) dans trois sites Pyrénéens. *Gibier Faune Sauvage* **9**: 137–149.
- Robbins, C. T. 1993. Wildlife feeding and nutrition 2nd Edition. Academic Press, San Diego, California.
- Roff, D. 2002. Life History Evolution. Sinauer Associates, Sunderland.

- Ruckstuhl, K., and Ingold, P. 1994. On the suckling behaviour of Alpine chamois *Rupicapra rupicapra rupicapra*. *Z. Säugetierk.* **59**: 230–235.
- Ruckstuhl, K.E., and Ingold, P. 1999. Aspects of mother-kid behavior in Alpine chamois, *Rupicapra rupicapra rupicapra*. *Z. Säugetierk.* **64**: 76–84.
- Rugghetti, M., and Festa-Bianchet, M. 2011. Effects of early horn growth on reproduction and hunting mortality in female chamois. *J. Anim. Ecol.* **80**: 438–447. Blackwell Publishing Ltd.
- Rugghetti, M., Toïgo, C., Von Hardenberg, A., Rocchia, E., and Festa-Bianchet, M. 2011. Effects of an exceptionally snowy winter on chamois survival. *Acta Theriol* **56**: 329–333.
- Rutberg, A.T. 1986. Dominance and Its Fitness Consequences in American Bison Cows. *Behaviour* **96**: 62–91.
- Sæther, B. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends Ecol. Evol.* **12**: 143–149.
- San José, C., Braza, F., and Aragón, S. 1999. The effect of age and experience on the reproductive performance and prenatal expenditure of resources in female fallow deer (*Dama dama*). *Can. J. Zool.* **77**: 1717–1722.
- Sand, H. 1998. Costs of reproduction in female moose (*Alces alces*) as measured by means of phenotypic correlations. *Can. J. Zool.* **76**: 187–193.
- Schröder, W., and Von Elsner-Shack, I. 1985. Correct age determination in chamois. *In* The biology and management of mountain ungulates. *Edited by* S. Lovari. Croom Helm, London. pp. 65–70.
- Stearns, S.C. 1989. Trade-Offs in Life-History Evolution. *Funct. Ecol.* **3**: 259–268.
- Stearns, S.C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford.
- Stewart, K.M., Bowyer, R.T., Dick, B.L., Johnson, B.K., and Kie, J.G. 2005. Density-dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: an experimental test. *Oecologia* **143**: 85–93.
- Storch, I. 1989. Condition in chamois populations under different harvest levels in Bavaria. *J. Wildl. Manage.* **53**: 925–928.

- Tavecchia, G., Coulson, T.N., Morgan, B.J.T., Pemberton, J.M., Pilkington, J., Gulland, F.M.D., and Clutton-Brock, T.H. 2005. Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *J. Anim. Ecol.* **74**: 201–213.
- Testa, J.W. 2004. Population dynamics and life history trade-offs of moose (*Alces alces*) in south-central Alaska. *Ecology* **85**: 1439–1452.
- Testa, J.W., and Adams, G.P. 1998. Body condition and adjustments to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). *J. Mammal.* **79**: 1345–1354.
- Therrien, J.-F., Côté, S.D., Festa-Bianchet, M., and Ouellet, J.-P. 2007. Conservative maternal care in an iteroparous mammal: a resource allocation experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **62**: 193–199.
- Weladji, R.B., Gaillard, J.M., Yoccoz, N.G., Holand, O., Mysterud, A., Loison, A., Nieminen, M., and Stenseth, N.C. 2006. Good reindeer mothers live longer and become better in raising offspring. *Proc. R. Soc. Lond. B* **273**: 1239–1244.
- Weladji, R.B., Loison, A., Gaillard, J.M., Holand, O., Mysterud, A., Yoccoz, N.G., Nieminen, M., and Stenseth, N.C. 2008. Heterogeneity in individual quality overrides costs of reproduction in female reindeer. *Oecologia* **156**: 237–247.
- Williams, G.C. 1966. Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* **100**: 67–690.
- Wilson, A.J., and Nussey, D.H. 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends Ecol. Evol.* **25**: 207–14.
- Woodroffe, R., and Macdonald, D. 1995. Costs of breeding status in the European badger, *Meles meles*. *J. Zool.* **235**: 237–245.

CHAPITRE 3

DISCUSSION

Un problème persistant de l'étude des coûts de la reproduction chez les grands mammifères est la grande hétérogénéité individuelle qui modifie les corrélations entre les traits d'histoire de vie, ce qui limite le potentiel de détection des compromis (Clutton-Brock et al., 1983; Hamel et al., 2010a; Jorgenson et al., 1998; Reznick, 1985). Grâce à l'utilisation des permutations, mon projet de maîtrise a permis de séparer les effets de l'hétérogénéité et des coûts de la reproduction, et de mettre en évidence que non seulement les compromis entre reproduction actuelle et future, mais également l'hétérogénéité individuelle elle-même peuvent dépendre fortement de l'âge des femelles. La variation de l'hétérogénéité selon la densité de population a été plus étudiée que sa variation selon l'âge : Toïgo et al. (2002) ont montré que le succès reproducteur est plus hétérogène dans les populations à haute densité que dans les populations en expansion, car une limitation des ressources cause généralement une plus grande hétérogénéité dans la performance des individus (Lomnicki, 1978). Dans notre étude, l'hétérogénéité était plus marquée chez les femelles de 8 ans et plus, chez qui les effets de la sénescence pourraient aussi amplifier les différences entre les individus. Nous proposons que cette grande hétérogénéité, combinée à une tactique très conservatrice de restreinte reproductrice (McNamara et al., 2009), fait en sorte qu'aucun coût sur la reproduction suivante n'était détectable chez les vieilles femelles. Les femelles en moins bonne condition ne se reproduiraient tout simplement pas, alors que les femelles en meilleure condition se reproduiraient sans compromettre leur reproduction suivante, car elles seraient au-dessus d'un seuil où elles parviendraient à accumuler suffisamment de ressources pour la reproduction suivante (Clutton-Brock et al., 1983; Festa-Bianchet et al., 1998). Cette hypothèse de restreinte reproductrice est également supportée par la masse des vieilles femelles, qui est plus élevée que celle des femelles adultes. Une diminution des coûts chez les vieilles femelles a également été trouvée chez d'autres espèces d'ongulés (Green, 1990; Hamel et al., 2010b),

mais, à ma connaissance, c'est la première fois que la restreinte reproductrice est proposée pour l'expliquer.

La plupart des études qui s'intéressent à l'importance de l'hétérogénéité individuelle l'identifient par des corrélations positives entre les traits (Beauplet et al., 2006; Bérubé et al., 1999) ou la quantifient par des modèles mixtes (Hamel et al., 2010b; Martin et Festa-Bianchet, 2010), ce qui ne permet pas de voir sa variation selon l'âge des femelles. Caractériser plus précisément l'intensité de l'hétérogénéité permet d'avoir un estimé plus précis de l'effet des coûts de la reproduction puisque celui-ci dépend de notre capacité à corriger pour cette hétérogénéité dans les modèles. Cette méthode permet donc d'améliorer les études des coûts de la reproduction qui utilisent la méthode des corrélations phénotypiques pour lesquelles les principales variables affectant le succès reproducteur des femelles sont inconnues ou difficiles à mesurer sur le terrain.

Mon projet de maîtrise montre également que le succès reproducteur âge-spécifique des femelles chamois est fortement influencé par la disponibilité des ressources : l'âge de primiparité était retardé (Eberhardt, 2002), le succès reproducteur des femelles adultes était faible (Albon et al., 2000) et l'hétérogénéité individuelle était marquée (Lomnicki, 1978). Nous observons également une diminution du succès reproducteur à partir de 8 ans, alors qu'on se serait attendu à ce que cette diminution commence plus tard, entre 10 et 17 ans, comme c'est le cas pour plusieurs autres espèces de mammifères de longévité semblable (Bérubé et al., 1999; Côté et Festa-Bianchet, 2001; Festa-Bianchet et King, 2007; San José et al., 1999). Cette diminution est fort probablement due à la sénescence, mais une possibilité que nous ne pouvons écarter est que les vieilles femelles soient nées lors d'années moins favorables, ce qui aurait un impact à long terme sur leur succès reproducteur, phénomène appelé effet de cohorte (Albon et al., 1987; Descamps et al., 2008). Avec seulement six ans de données, les années de naissance des femelles sont trop corrélées à leur âge pour être contrôlées par le modèle. Puisqu'un effet de la limitation des ressources sur l'âge de

sénescence a rarement été montré, il serait intéressant d'obtenir des données à plus long terme, ce qui permettrait à la fois de quantifier l'effet de l'année de naissance des femelles et de déterminer la trajectoire intra-individuelle du succès reproducteur selon l'âge avec un modèle mixte.

Ce projet a aussi permis de déterminer la variation de la fécondité des femelles et de la survie des jeunes au sevrage ainsi que leur effet respectif sur le succès reproducteur des femelles. Habituellement, chez les ongulés, la fécondité est élevée et la variation entre les femelles vient surtout de la survie du jeune (Gaillard et al., 2000b). Il est donc intéressant de constater que dans la population étudiée, la fécondité des femelles adultes est plutôt faible (77%) alors que la survie des jeunes au sevrage est très élevée (88%), d'autant plus qu'une survie élevée des jeunes (environ 90%) est également documentée dans une autre population de chamois (Loison, communication personnelle). Les chamois ont donc une tactique différente de la majorité des ongulés, mais cette tactique s'apparente à celle des chèvres de montagne, qui ont également une faible fécondité (75%, Festa-Bianchet et Côté, 2008) et une forte survie des jeunes au sevrage (78-90%, Côté et Festa-Bianchet, 2001). Cette forte survie des jeunes au sevrage a rendu impossible la comparaison des coûts de la gestation et de la lactation sur le succès reproducteur suivant, puisque l'échantillon de femelles subissant seulement la gestation était trop faible.

Mon projet a aussi permis de montrer des coûts de la reproduction sur la masse au printemps des femelles chamois. De tels coûts proviennent de la gestation et du début de la lactation, et suggèrent que les chamois seraient des reproducteurs à capital, comme la majorité des ongulés (Stearns, 1992). Les coûts de la gestation sont rarement étudiés chez les ongulés saisonniers, car la masse est le plus souvent mesurée à l'automne. Ainsi, on connaît bien la différence de masse qui existe entre les femelles reproductrices et non-reproductrices à l'automne et on attribue fréquemment cette différence à l'allaitement (cerf élaphe: Clutton-Brock et al., 1983; mouflon d'Amérique: Festa-Bianchet et al., 1998; renne: Reimers et al., 2005), puisque c'est

l'étape la plus coûteuse du cycle reproducteur (Gittleman et Thompson, 1988; Robbins, 1993). Par contre, puisque la gestation a lieu durant une période où les ressources sont plus rares (Albon et Langvatn, 1992; Gonzalez et Crampe, 2001), il est logique qu'un reproducteur saisonnier à capital perde de la masse pour investir dans la gestation. Si la gestation est plus coûteuse qu'on le croyait, les femelles pourraient être avantagées de produire des jeunes moins souvent, seulement lorsqu'elles sont en bonne condition et ont une bonne probabilité de le sevrer (Clutton-Brock et al., 1989), ce qui semble être le cas des chamois, avec leur tactique de faible fécondité suivie d'une survie élevée des jeunes et de restreinte reproductrice chez les vieilles femelles.

CHAPITRE 4

CONCLUSION

Mon étude a montré beaucoup d'hétérogénéité individuelle dans le succès reproducteur âge-spécifique des femelles chamois, mais celle-ci demeure en grande partie inexpliquée. La variation temporelle, la croissance en bas âge et la masse au printemps n'affectaient pas le succès reproducteur. Par contre, de nombreuses variables restent inexplorées, telles que la masse à l'automne, le rang social, la date de naissance et la masse à la naissance. Les conditions natales, comme l'âge de la mère, les effets maternels, la qualité de l'environnement ou la densité de la population à la naissance, appelés « effet de la cuillère d'argent » (*silver spoon effect*), pourraient aussi affecter la valeur adaptative à long terme (Bouwhuis et al., 2010; Descamps et al., 2008; van de Pol et Verhulst, 2006). Il serait donc intéressant de pousser plus loin l'étude des variables qui affectent le succès reproducteur chez les femelles chamois. De plus, il serait intéressant de déterminer si une partie de la variation individuelle du succès reproducteur est d'origine génétique, car si certains traits affectent le succès reproducteur et s'ils sont héréditaires, ils devraient être sous sélection et devraient donc évoluer (Wilson et Nussey, 2010).

Ensuite, mon étude semble pointer vers la survie hivernale des jeunes comme variable importante du succès reproducteur des femelles. Avec une survie des juvéniles au sevrage aussi élevée, la majorité de la variation de la survie des juvéniles pourrait provenir de la survie à l'hiver. En milieu alpin, l'hiver est la saison où la survie est la plus contrainte, peu importe l'âge (Gonzalez et Crampe, 2001). Dans notre population, moins de la moitié du petit échantillon de juvéniles marqués sont revus après leur premier hiver. La forte variabilité de la survie des jeunes à l'hiver documentée par Crampe et al. (2002) rend cette variable susceptible d'être affectée par l'âge de la mère ou son succès reproducteur précédent. Si la femelle transfère une partie des coûts de la reproduction au jeune, il pourrait y avoir un compromis

entre la reproduction précédente et la croissance du jeune, ce qui pourrait influencer sa survie hivernale (Martin et Festa-Bianchet, 2010). Si on trouve effectivement ce type de coûts chez le chamois, il aurait le même patron de coûts que la chèvre de montagne : des coûts sur la fécondité chez les femelles adultes mais pas les vieilles, aucun coût sur la survie du jeune à l'été, et des coûts sur la survie des jeunes à l'hiver (Hamel et al., 2010b). Pour avoir un portrait complet des coûts sur la valeur adaptative chez le chamois et ne pas sous-estimer leur effet, il serait important d'étudier l'effet des coûts de la reproduction sur la survie des jeunes à l'hiver.

Mes résultats semblent indiquer que l'âge du début de la sénescence varie selon les individus, puisque certaines femelles continuent d'enchaîner les succès alors que d'autres ont un nombre élevé d'échecs consécutifs. Il existe de la variabilité dans l'âge de sénescence chez d'autres espèces d'ongulés et d'oiseaux (Bouwhuis et al., 2010; Hamel et al., 2009a; Nussey et al., 2007; Weladji et al., 2006), incluant encore une fois la chèvre de montagne (Côté et Festa-Bianchet, 2001). Avec des données à plus long terme, il serait intéressant de déterminer si l'éventuelle diminution du succès reproducteur à l'échelle intra-individuelle commence vraiment à des âges différents entre les individus, et, si c'est le cas, de déterminer si l'âge du début de la sénescence est corrélé au succès reproducteur. Quantifier ces liens permettrait de mieux comprendre les contraintes et processus adaptatifs qui affectent l'évolution de la sénescence (Bouwhuis et al., 2010).

ANNEXE 1

AGE STRUCTURE FOR THE MODELS OF REPRODUCTIVE SUCCESS AND MASS

Age structure for the model of reproductive success

Table 1.1 Selection of logistic mixed models of the effect of different structures of age on the reproductive success of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Italy, 2007-2012 ($n= 88$ females, 199 female-years).

#	Models ^a	K ^b	AICc	Δ_i	w_i
1	Broken-stick – 4	4	256	0.00	0.38
2	Age classes 1	4	256	0.25	0.33
3	Age classes 2	4	258	1.36	0.19
4	Quadratic (10+)	4	261	4.99	0.03
5	Null	2	261	5.27	0.03
6	Quadratic	4	262	5.69	0.02
7	Linear	3	264	7.31	0.01
8	Linear (10+)	3	264	7.34	0.01
9	Age as factor	12	269	12.66	0.00

^a: Broken-stick – 4: broken-stick model with the break at age 4; Age classes 1: 3, 4-7 and 8 years and older; Age classes 2: 3, 4-8 and 9 years and older, Quadratic (10+): age and age² with females 10 years and older pooled due to small sample size; Linear: age as a continuous variable.

^b: K, number of parameters, AICc, second-order Akaike information criterion, Δ_i , delta AICc; w_i , model weight of evidence.

The AICc model selection indicates that the broken-stick model with the break at four and the two age classes models are equivalent, since their delta AICc is 1.36 or less and their combined weight is 0.90. We therefore arbitrarily chose to use an age class model to be consistent with the typical way to describe age-specific reproductive success for ungulates. We chose the first age classes model (3, 4-7 and 8 years and older) because its weight was slightly higher than the other age classes model.

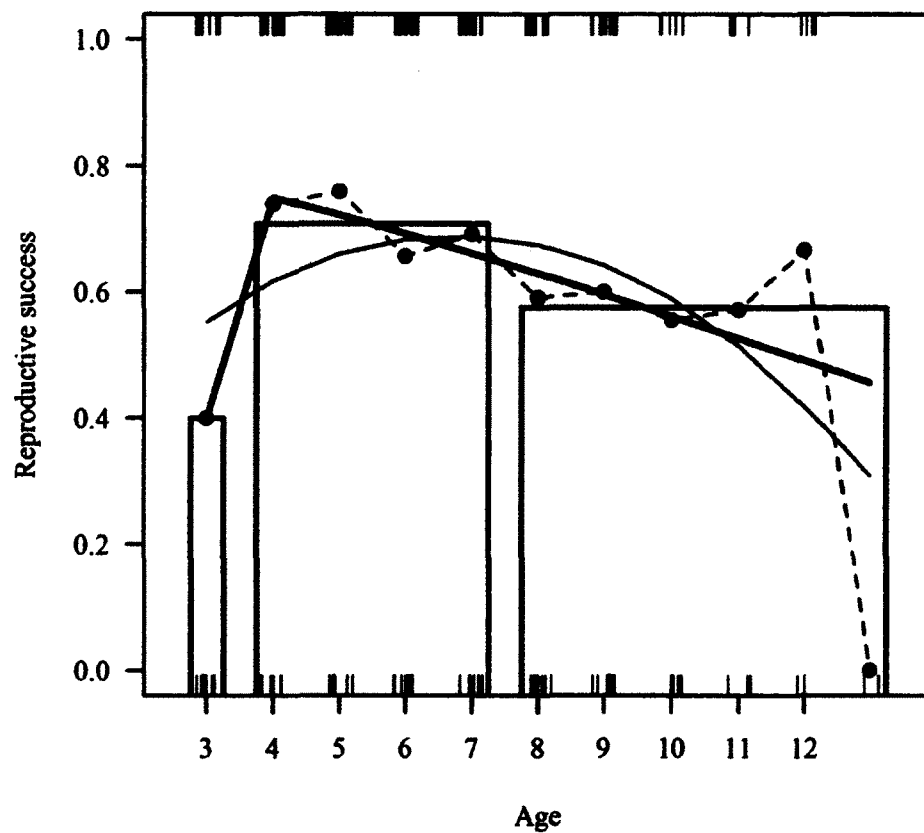


Fig.1.1 Effect of age on the reproductive success with different age structures for female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco Naturale delle Alpi marittime*, Piedmont, Italy, 2007-2012. The thick line, the boxes, the thin line and the dotted line represent respectively models 1, 2, 6 and 9 from Table 1.1.

Age structure for the model of mass

Table 1.2. Selection of logistic mixed models of the effect of different structures of age on summer mass of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco Naturale delle Alpi Marittime*, Italy, 2007-2012 ($n=71$ females).

#	Models ^a	K ^b	AICc	Δ_i	w_i
1	Classes	4	311.84	0.00	0.86
2	Linear	3	317.17	5.33	0.06
3	Broken-stick - 4	4	318.25	6.41	0.03
4	Quadratic	4	319.10	7.26	0.02
5	Broken-stick - 5	4	319.41	7.57	0.02
6	Factor	11	326.29	14.45	0.00
7	Null	2	331.09	19.29	0.00

^a: Broken-stick - 4: broken-stick model with the break at age 4; Age classes 1: 3, 4-7 and 8 years and older; Age classes 2: 3, 4-8 and 9 years and older, Quadratic (10+): age and age² with females 10 years and older pooled due to small sample size; Linear: age as a continuous variable.

^b: K, number of parameters, AICc, second-order Akaike information criterion, Δ_i , delta AICc; w_i , model weight of evidence.

The model with the best age structure to describe changes in mass was the age classes model, with classes of 3, 4-7 and 8 years and older. This model had a delta AIC of 5.33 from the closest model and a weight of 0.86, so it is clearly the best way to represent the effect of age on mass. We therefore use the same age structure to describe changes in reproductive success and mass.

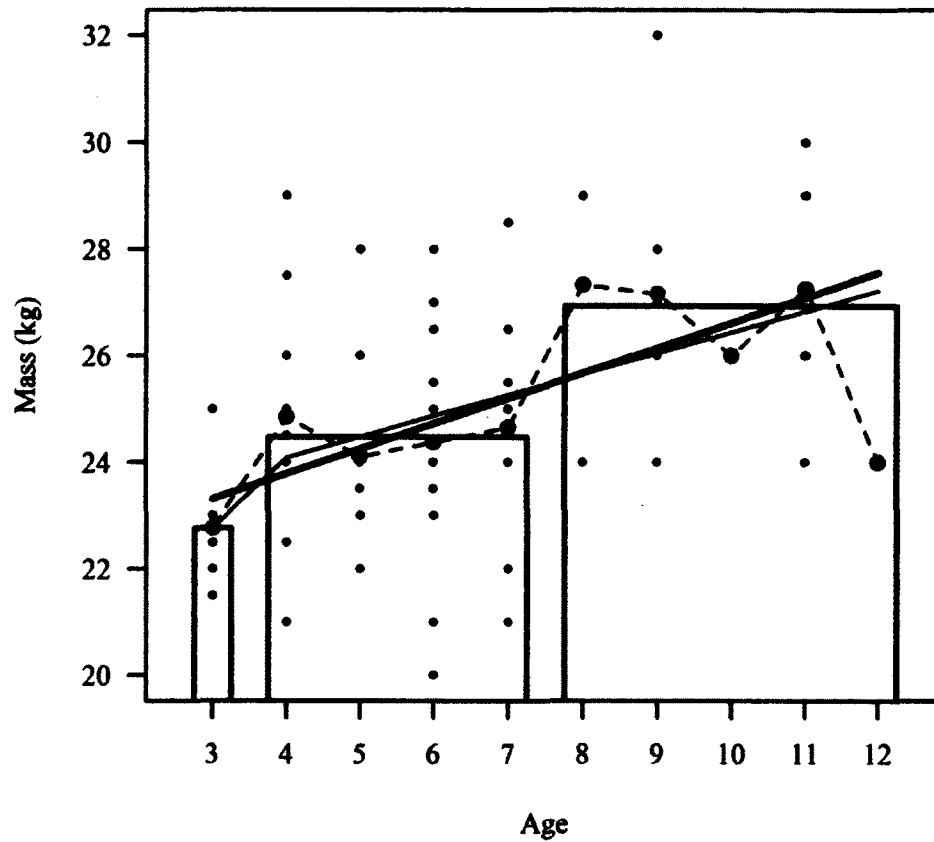


Fig.1.2 Effect of age on summer mass with different age structures for female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the *Parco naturale delle Alpi marittime*, Piedmont, Italy, 2007-2012. The boxes, the thick line, the thin line and the dashed line represent respectively models 1, 2, 3 and 6 from Table 1.2.

ANNEXE 2
ASYMPTOTIC GROWTH OF HIND FOOT LENGTH

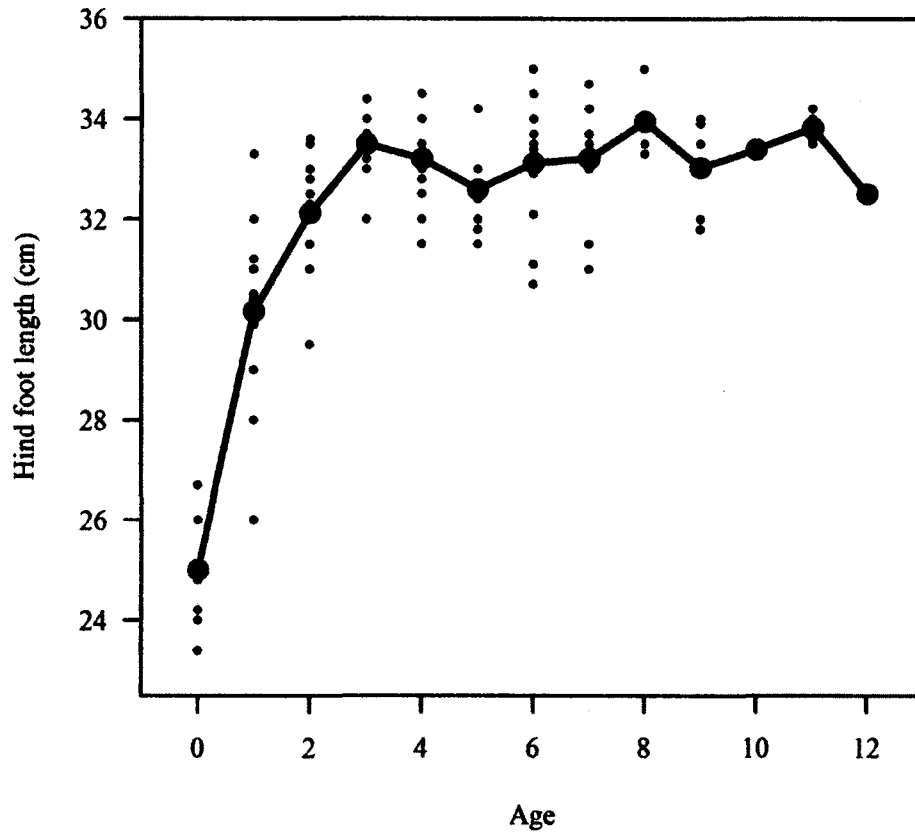


Fig.2.1 Effect of age on hind foot length of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the Parco Naturale delle Alpi marittime, Piedmont, Italy, 2007-2012. Small grey dots represent raw data, and large black dots represent the mean for each age.

BIBLIOGRAPHIE

- Adams, L.G., and Dale, B.W. (1998). Reproductive performance of female Alaskan caribou. *J. Wildl. Manage.* 62, 1184–1195.
- Albon, S.D., and Langvatn, R. (1992). Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos* 65, 502–513.
- Albon, S.D., Clutton-Brock, T.H., and Guinness, F.E. (1987). Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects of cohort variation. *J. Anim. Ecol.* 56, 69–81.
- Albon, S.D., Coulson, T.N., Brown, D., Guinness, F.E., Pemberton, J.M., and Clutton-Brock, T.H. (2000). Temporal changes in key factors and key age groups influencing the population dynamics of female red deer. *J. Anim. Ecol.* 69, 1099–1110.
- Allainé, D., Houssin, H., and Gaillard, J.-M. (1990). Étude de la variabilité spatio-temporelle d'un indice de reproduction dans une population de chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Gibier Faune Sauvage* 7, 85:94.
- Andersson, M. (1994). *Sexual Selection* (Princeton).
- Barboza, P.S., and Parker, K.L. (2008). Allocating protein to reproduction in arctic reindeer and caribou. *Physiol. Biochem. Zool.* 81, 835–855.
- Bårdsen, B.-J., and Tveraa, T. (2011). Density-dependence vs. density-independence - linking reproductive allocation to population abundance and vegetation greenness. *J. Anim. Ecol.* 81, 364–376.
- Bårdsen, B.J., Fauchald, P., Tveraa, T., Langeland, K., Yoccoz, N.G., and Ims, R.A. (2008). Experimental evidence of a risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Ecology* 89, 829–837.
- Bårdsen, B.-J., Tveraa, T., Fauchald, P., and Langelan, K. (2010). Observational evidence of risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Oecologia* 162, 627–639.
- Bassano, B., Perrone, A., and Hardenberg, A. von (2003). Body weight and horn development in Alpine chamois, *Rupicapra rupicapra* (Bovidae, Caprinae). *Mammalia* 67, 65–73.

- Beauplet, G., Barbraud, C., Dabin, W., Küssener, C., and Guinet, C. (2006). Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. *Oikos* 112, 430–441.
- Bertolino, S. (2003). Herd defensive behaviour of chamois, *Rupicapra rupicapra*, in response to predation on the young by a golden eagle, *Aquila chrysaetos*. *Z. Jagdwiss.* 49, 233–236.
- Bérubé, C., Festa-Bianchet, M., and Jorgenson, J.T. (1999). Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology* 80, 2555–2565.
- Bielby, J., Mace, G., Binindal, M., Emonds, O.R.P., Cardillo, M., Gittleman, J.L., Jones, K.E., Orme, C.D.L., and Purvis, A. (2007). The Fast-Slow Continuum in Mammalian Life History: An Empirical Reevaluation. *Am. Nat.* 169, 748–757.
- Bocci, A., Canavese, G., and Lovari, S. (2010). Even mortality patterns of the two sexes in a polygynous, near monomorphic species: is there a flaw? *J. Zool.* 280, 379–386.
- Bonenfant, C., Gaillard, J.M., Klein, F., and Loison, A. (2002). Sex- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. *Ecography* 25, 446–458.
- Bonenfant, C., Gaillard, J.M., Loison, A., and Klein, F. (2003). Sex-ratio variation and reproductive costs in relation to density in a forest-dwelling population of red deer (*Cervus elaphus*). *Behav. Ecol.* 14, 862–869.
- Bouwhuis, S., Charmantier, A., Verhulst, S., and Sheldon, B.C. (2010). Individual variation in rates of senescence: natal origin effects and disposable soma in a wild bird population. *J. Anim. Ecol.* 79, 1251–1261.
- Boyd, I.L., Croxall, J.P., Lunn, N.J., and Reid, K. (1995). Population demography of Antarctic fur seals: the costs of reproduction and implications for life-histories. *J. Anim. Ecol.* 64, 505–518.
- Broussard, D.R., Michener, G.R., Risch, T.S., and Dobson, F.S. (2005). Somatic senescence: evidence from female Richardson's ground squirrels. *Oikos* 108, 591–601.
- Burnham, K.P., and Anderson, D.R. (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, Second edition (New York: Springer-Verlag).
- Cam, E., and Monnat, J. (2000). Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age classes. *J. Anim. Ecol.* 69, 380–394.

- Cam, E., Link, W., Cooch, E.G., Monnat, J.-Y., and Danchin, E. (2002). Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *Am. Nat.* 159, 96–105.
- Cameron, R.D. (1994). Reproductive pauses by female caribou. *J. Mammal.* 75, 10–13.
- Cameron, E.Z., Linklater, W.L., Stafford, K.J., and Minot, E.O. (2000). Aging and improving reproductive success in horses: declining residual reproductive value or just older and wiser? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47, 243–249.
- Cameron, R.D., Smith, W.T., Fancy, S.G., Gerhart, K.L., and White, R.G. (1993). Calving success of female caribou in relation to body weight. *Can. J. Zool.* 71, 480–486.
- Clutton-Brock, T.H. (1984). Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *Am. Nat.* 123, 212–229.
- Clutton-Brock, T.H. (1988). *Reproductive success* (Chicago: University of Chicago Press).
- Clutton-Brock, T.H. (1991). *The evolution of parental care* (Princeton: Princeton University Press).
- Clutton-Brock, T.H., and Godfray, C. (1991). Parental investment. In *Behavioural Ecology*, J.R. Krebs, and N.B. Davies, eds. (Oxford: Blackwell Scientific Publications), pp. 234–262.
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E., and Albon, S.D. (1982). *Red deer: behavior and ecology of two sexes* (Chicago: University of Chicago).
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E., and Albon, S.D. (1983). The costs of reproduction to red deer hinds. *J. Anim. Ecol.* 52, 367–383.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., and Guinness, F.E. (1989). Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 337, 260–262.
- Clutton-Brock, T.H., Stevenson, I.R., Marrow, P., MacColl, A.D., Houston, A.I., and McNamara, J.M. (1996). Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. *J. Anim. Ecol.* 65, 675–689.
- Côté, S.D., and Festa-Bianchet, M. (2001a). Reproductive success in female mountain goats: the influence of maternal age and social rank. *Anim. Behav.* 62, 173–181.
- Côté, S.D., and Festa-Bianchet, M. (2001b). Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49, 260–265.

- Crampe, J.P., Gaillard, J.M., and Loison, A. (2002). L'enneigement hivernal: un facteur de variation de recrutement chez l'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). *Can. J. Zool.* 80, 1306–1312.
- Crampe, J.-P., Loison, A., Gaillard, J.M., Florence, É., Caens, P., and Appollinaire, J. (2006). Patrons de reproduction des femelles d'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) dans une population non chassée et conséquences démographiques. *Can. J. Zool.* 84, 1263–1268.
- Crête, M., Huot, J., Nault, R., and Patenaude, R. (1993). Reproduction, growth and body composition of Rivière George caribou in captivity. *Arctic* 46, 189–196.
- Curio, E. (1983). Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125, 400–404.
- Darwin, C.R. (1958). The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life (New American Library).
- Dematteis, A., Menzano, A., Canavese, G., Meneguz, P.G., and Rossi, L. (2009). Anaesthesia of free-ranging Northern chamois (*Rupicapra rupicapra*) with xylazine/ketamine and reversal with atipamezole. *Eur. J. Wild. Res.* 55, 567–573.
- Dematteis, A., Giovo, M., Rostagno, F., Giordano, O., Fina, D., Menzano, A., Tizzani, P., Ficetto, G., Rossi, L., and Meneguz, P. (2010). Radio-controlled up-net enclosure to capture free-ranging Alpine chamois *Rupicapra rupicapra*. *Eur. J. Wild. Res.* 56, 535–539.
- Descamps, S., Boutin, S., Berteaux, D., McAdam, A.G., and Gaillard, J.M. (2008). Cohort effects in red squirrels: the influence of density, food abundance and temperature on future survival and reproductive success. *Journal of Animal Ecology* 77, 305–314.
- Descamps, S., Boutin, S., McAdam, A.G., Berteaux, D., and Gaillard, J.-M. (2009). Survival costs of reproduction vary with age in North American red squirrels. *Proc. R. Soc. Lond. B* 276, 1129–1135.
- Eberhardt, L.L. (2002). A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology* 83, 2841–2854.
- Ericsson, G., Wallin, K., Ball, J.P., and Broberg, M. (2001). Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. *Ecology* 82, 1613–1620.
- Fernández, M.H., and Vrba, E.S. (2005). A complete estimate of the phylogenetic relationships in *Ruminantia*: a dated species-level supertree of the extant ruminants. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 80, 269–302.

- Festa-Bianchet, M. (1998). Condition-dependent reproductive success in bighorn ewes. *Ecol. Lett.* 1, 91–94.
- Festa-Bianchet, M., and Côté, S.D. (2008). Mountain goats: ecology, behavior and conservation of a mountain ungulate (Washington: Island Press).
- Festa-Bianchet, M., and Jorgenson, J.T. (1998). Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behav. Ecol.* 9, 144–150.
- Festa-Bianchet, M., and King, W.J. (2007). Age-related reproductive effort in bighorn sheep ewes. *Écoscience* 14, 318–322.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., Lucherini, M., and Wishart, W.D. (1995). Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology* 76, 871–881.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., King, W.J., Smith, K.G., and Wishart, W.D. (1996). The development of sexual dimorphism: seasonal and lifetime mass changes of bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 74, 330–342.
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., and Jorgenson, J.T. (1998). Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *Am. Nat.* 152, 367–379.
- Gaillard, J.-M., and Yoccoz, N.G. (2003). Temporal variation in survival of mammals: A case of environmental canalization? *Ecology* 84, 3294–3306.
- Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., Delorme, D., and Jorgenson, J. (2000a). Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267, 471–477.
- Gaillard, J.-M., Sempéré, A.J., Boutin, J.-M., Laere, G. Van, and Boisaubert, B. (1992). Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Can. J. Zool.* 70, 1541–1545.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., and Yoccoz, N.G. (1998a). Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol. Evol.* 13, 58–63.
- Gaillard, J.-M., Andersen, R., Delorme, D., and Linnell, J.D.C. (1998b). Family effects on growth and survival of juvenile roe deer. *Ecology* 79, 2878–2889.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A., and Toïgo, C. (2000b). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 31, 367–393.

- Gallant, B.Y., Réale, D., and Festa-Bianchet, M. (2001). Does mass change of primiparous bighorn ewes reflect reproductive effort? *Can. J. Zool.* 79, 312–318.
- Gittleman, J.L., and Thompson, S.D. (1988). Energy Allocation in Mammalian Reproduction. *Am. Zool.* 28, 863–875.
- Gonzalez, G., and Crampe, J.P. (2001). Mortality patterns in a protected population of isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Can. J. Zool.* 79, 2072–2079.
- Green, W.C.H. (1990). Reproductive effort and associated costs in bison (*Bison bison*): do older mothers try harder? *Behav. Ecol.* 1, 148–160.
- Green, W.C.H., and Rothstein, A. (1991). Trade-offs between growth and reproduction in female bison. *Oecologia* 86, 521–527.
- Gross, M.R. (1996). Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution* 11, 92–98.
- Hamel, S., Côté, S.D., Gaillard, J.M., and Festa-Bianchet, M. (2009a). Individual variation in reproductive costs of reproduction: High-quality females always do better. *J. Anim. Ecol.* 78, 143–151.
- Hamel, S., Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., and Côté, S.D. (2009b). Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. *Ecology* 90, 1981–1995.
- Hamel, S., Gaillard, J., Yoccoz, N.G., Loison, A., Bonenfant, C., and Descamps, S. (2010a). Fitness costs of reproduction depend on life speed: Empirical evidence from mammalian populations. *Ecol. Lett.* 13, 915–935.
- Hamel, S., Côté, S.D., and Festa-Bianchet, M. (2010b). Maternal characteristics and environment affect the costs of reproduction in female mountain goats. *Ecology* 91, 2034–2043.
- Harshman, L.G., and Zera, A.J. (2007). The cost of reproduction: the devil in the details. *Trends Ecol. Evol.* 22, 80–86.
- Houssin, H., Loison, A., and Gaillard, J.M. (1993). Participation à la reproduction des femelles de chamois (*Rupicapra rupicapra*) en fonction de leur âge dans une population alpine chassée. *Gibier Faune Sauvage* 10, 39–45.

Jones, O.R., J. M. Gaillard, Tuljapurkar, S., J. S. Alho, Armitage, K.B., Becker, P.H., Bize, P., Brommer, J., Charmantier, A., Charpentier, M., et al. (2008). Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecol. Lett.* 11, 664–673.

Jönsson, K.I. (1997). Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* 78, 57–66.

Jorgenson, J.T., Festa-Bianchet, M., Lucherini, M., and Wishart, W.D. (1993). Effects of body size, population density and maternal characteristics on age of first reproduction in bighorn ewes. *Can. J. Zool.* 71, 2509–2517.

Jorgenson, J.T., Festa-Bianchet, M., and Wishart, W.D. (1998). Effects of population density on horn development in bighorn rams. *J. Wildl. Manage.* 62, 1011–1020.

Kirkwood, T.B.L., and Austad, S.N. (2000). Why do we age? *Nature* 408, 233–238.

Kleiman, D.G., and Malcolm, J. (1981). The evolution of male parental investment in mammals. In *Parental Care in Mammals*, D.J. Gubernick, and P.H. Klupfer, eds. (New York: Plenum Press), pp. 347–387.

Koivula, M., Koskela, E., Mappes, T., and Oksanen, T.A. (2003). Cost of reproduction in the wild: manipulation of reproductive effort in the bank vole. *Ecology* 84, 398–405.

Lamontagne, J.M. (2007). Spatial and temporal variability in white spruce (*Picea glauca*) cone production: individual and population responses of North American red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). Ph.D. Thesis, University of Alberta, Canada.

LeBohec, C., Gauthier-Clerc, M., Grémillet, D., Pradel, R., Béchet, A., Gendner, J.-P., and LeMaho, Y. (2007). Population dynamics in a long-lived seabird: I. Impact of breeding activity on survival and breeding probability in unbanded king penguins. *J. Anim. Ecol.* 76, 1149–1160.

Lessels, C.M. (1991). The evolution of life histories. In *Behavioural Ecology* (3rd Edition), J.R. Krebs, and N.B. Davies, eds. (Oxford: Blackwell), pp. 32–68.

Locati, M., and Lovari, S. (1991). Clues for dominance in female chamois: age, weight, or horn size? *Aggres. Behav.* 17, 11–15.

Loison, A. (1995). Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois. Thèse de doctorat, Université Claude-Bernard Lyon 1, France.

Loison, A., Gaillard, J.-M., and Houssin, H. (1994). New insight on survivorship of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) from marked animals. *Can. J. Zool.* 72, 591–597.

Loison, A., Jullien, J.M., and Menaut, P. (1999). Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *J. Mammal.* 80, 620–632.

Loison, A., Toïgo, C., Appolinaire, J., and Michallet, J. (2002). Demographic processes in colonizing populations of isard (*Rupicapra pyrenaica*) and ibex (*Capra ibex*). *J. Zool.* 256, 199–205.

Lomnicki, A. (1978). Individual Differences Between Animals and the Natural Regulation of their Numbers. *J. Anim. Ecol.* 47, 461–475.

Lunn, N.J., Boyd, I.L., and Croxall, J.P. (1994). Reproductive performance of female Antarctic fur seals: the influence of age, breeding experience, environmental variation and individual quality. *J. Anim. Ecol.* 63, 827–840.

Marcil Ferland, D., Festa-Bianchet M., Martin, A.M., Pelletier, F. In Press. Despite catch-up, prolonged growth has detrimental fitness consequences in a long-lived vertebrate. *Am. Nat.*

Martin, J.G., and Festa-Bianchet, M. (2010). Bighorn ewes transfer the costs of reproduction to their lambs. *Am. Nat.* 176, 414–423.

Masini, F., and Lovari, S. (1988). Systematics, phylogenetic relationships, and dispersal of the chamois (*Rupicapra spp.*). *Quat. Res.* 30, 339–349.

McAdam, A.G., Boutin, S., Réale, D., and Berteaux, D. (2002). Maternal effects and the potential for evolution in a natural population of animals. *Evolution* 56, 846–851.

McNamara, J.M., and Houston, A.I. (1996). State-dependent life histories. *Nature* 380, 215–221.

McNamara, J.M., Houston, A.I., Barta, Z., Scheuerlein, A., and Fromhage, L. (2009). Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proc. R. Soc. Lond. B* 276, 4061–4066.

Moyes, K., Coulson, T., Morgan, B.J.T., Donald, A., Morris, S.J., and Clutton-Brock, T.H. (2006). Cumulative reproduction and survival costs in female red deer. *Oikos* 115, 241–252.

Moyes, K., Morgan, B.J.T., Morris, A., Morris, S.J., Clutton-Brock, T.H., and Coulson, T. (2009). Exploring individual quality in a wild population of red deer. *J. Anim. Ecol.* 78, 406–413.

Van Noordwijk, A.J., and De Jong, G. (1986). Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *Am. Nat.* 128, 137–142.

- Nussey, D.H., Kruuk, L.E.B., Morris, A., and Clutton-Brock, T.H. (2007). Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of red deer. *Curr. Biol.* 17, R1000–1.
- Nussey, D.H., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., and Gaillard, J.M. (2008). Measuring senescence in wild animal populations: towards a longitudinal approach. *Funct. Ecol.* 22, 393–406.
- Pelletier, F., Réale, D., Garant, D., Coltman, D.W., and Festa-Bianchet, M. (2007). Selection on heritable seasonal phenotypic plasticity of body mass. *Evolution* 61, 1969–1979.
- Pépin, D., Faivre, R., and Menaut, P. (1996). Factors affecting the relationship between body mass and age in the izard. *J. Mammal.* 77, 351–358.
- Pérez-Barbería, F.J., and Nores, C. (1994). Seasonal variation in group size of Cantabrian chamois in relation to escape terrain and food. *Acta Theriol.* 39, 295–305.
- Pérez-Barbería, F.J., Mutuberria, G., and Nores, C. (1998). Reproductive parameters, kidney fat index, and grazing activity relationships between the sexes in cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*. *Acta Theriol.* 43, 311–324.
- Pérez-Barbería, F.J., Oliván, M., Osoro, K., and Nores, C. (1997). Sex, seasonal and spatial differences in the diet of Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*. *Acta Theriol.* 42, 37–46.
- Pianka, E.R. (1976). Natural Selection of Optimal Reproductive Tactics. *Am. Zool.* 16, 775–784.
- Pianka, E., and Parker, W. (1975). Age-specific reproductive tactics. *Am. Nat.* 109, 453–464.
- Pinheiro, J.C., and Bates, D.M. (2000). Mixed-effects models in S and S-PLUS (New York: Springer-Verlag).
- Pioz, M., Loison, A., Gibert, P., Jullien, J.-M., Artois, M., and Gilot-Fromont, E. (2008a). Antibodies against Salmonella is associated with reduced reproductive success in female alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Can. J. Zool.* 86, 1111–1120.
- Pioz, M., Loison, A., Gibert, P., Jullien, J.-M., Artois, M., and Gilot-Fromont, E. (2008b). Diseases and reproductive success in a wild mammal: example in the alpine chamois. *Oecologia* 155, 691–704.
- Van de Pol, M., and Verhulst, S. (2006). Age-dependent traits: a new statistical model to separate within- and between-individual effects. *Am. Nat.* 167, 766–773.

- Van de Pol, M., and Wright, J. (2009). A simple method for distinguishing within- versus between-subject effects using mixed models. *Anim. Behav.* 77, 753–758.
- Reimers, E. (1983). Reproduction in wild reindeer in Norway. *Can. J. Zool.* 61, 211–217.
- Reimers, E., Holmengen, N., and Mysterud, A. (2005). Life-history variation of wild reindeer (*Rangifer tarandus*) in the highly productive North Ottadalen region, Norway. *J. Zool.* 265, 53–62.
- Reznick, D. (1985). Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44, 257–267.
- Reznick, D. (1992). Measuring the costs of reproduction. *Trends Ecol. Evol.* 7, 42–45.
- Reznick, D., Nunnev, L., and Tessier, A. (2000). Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. *Trends Ecol. Evol.* 15, 421–425.
- Richard-Hansen, C., Gonzalez, G., and Gerard, J.-F. (1992). Structure sociale de l'isard (*Rupicapra pyrenaica*) dans trois sites Pyrénéens. *Gibier Faune Sauvage* 9, 137–149.
- Robbins, C.. T. (1993). *Wildlife feeding and nutrition* 2nd Edition (San Diego, California: Academic Press).
- Roff, D. (2002). *Life History Evolution* (Sunderland: Sinauer Associates).
- Rose, M.R. (1991). *Evolutionary biology of aging* (New York: Oxford University Press).
- Ruckstuhl, K., and Ingold, P. (1994). On the suckling behaviour of Alpine chamois *Rupicapra rupicapra rupicapra*. *Z. Säugetierk.* 59, 230–235.
- Ruckstuhl, K.E., and Ingold, P. (1999). Aspects of mother-kid behavior in Alpine chamois, *Rupicapra rupicapra rupicapra*. *Z. Säugetierk.* 64, 76–84.
- Rughetti, M., and Festa-Bianchet, M. (2011). Effects of early horn growth on reproduction and hunting mortality in female chamois. *J. Anim. Ecol.* 80, 438–447.
- Rughetti, M., Toïgo, C., Von Hardenberg, A., Rocchia, E., and Festa-Bianchet, M. (2011). Effects of an exceptionally snowy winter on chamois survival. *Acta Theriol* 56, 329–333.
- Rutberg, A.T. (1986). Dominance and Its Fitness Consequences in American Bison Cows. *Behaviour* 96, 62–91.

- Sæther, B. (1997). Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends Ecol. Evol.* 12, 143–149.
- San José, C., Braza, F., and Aragón, S. (1999). The effect of age and experience on the reproductive performance and prenatal expenditure of resources in female fallow deer (*Dama dama*). *Can. J. Zool.* 77, 1717–1722.
- Sand, H. (1998). Costs of reproduction in female moose (*Alces alces*) as measured by means of phenotypic correlations. *Can. J. Zool.* 76, 187–193.
- Schröder, W., and Von Elsner-Shack, I. (1985). Correct age determination in chamois. In *The Biology and Management of Mountain Ungulates*, S. Lovari, ed. (London: Croom Helm), pp. 65–70.
- Speakman, J.R. (2008). The physiological costs of reproduction in small mammals. *Phil. Trans. R. Soc. B* 363, 375–398.
- Stearns, S.C. (1989). Trade-Offs in Life-History Evolution. *Funct. Ecol.* 3, 259–268.
- Stearns, S.C. (1992). *The Evolution of Life Histories* (Oxford: Oxford University Press).
- Stewart, K.M., Bowyer, R.T., Dick, B.L., Johnson, B.K., and Kie, J.G. (2005). Density-dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: an experimental test. *Oecologia* 143, 85–93.
- Storch, I. (1989). Condition in chamois populations under different harvest levels in Bavaria. *J. Wildl. Manage.* 53, 925–928.
- Tavecchia, G., Coulson, T.N., Morgan, B.J.T., Pemberton, J.M., Pilkington, J., Gulland, F.M.D., and Clutton-Brock, T.H. (2005). Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *J. Anim. Ecol.* 74, 201–213.
- Testa, J.W. (2004). Population dynamics and life history trade-offs of moose (*Alces alces*) in south-central Alaska. *Ecology* 85, 1439–1452.
- Testa, J.W., and Adams, G.P. (1998). Body condition and adjustments to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). *J. Mammal.* 79, 1345–1354.
- Therrien, J.-F., Côté, S.D., Festa-Bianchet, M., and Ouellet, J.-P. (2007). Conservative maternal care in an iteroparous mammal: a resource allocation experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62, 193–199.

- Toïgo, C., Gaillard, J.-M., Gauthier, D., Girard, I., Martinot, J.P., and Michallet, J. (2002). Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Écoscience* 9, 427–433.
- Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In *Sexual Selection and the Descent of Man*, B. Campbell, ed. (Chicago: Aldine Publishing Company), pp. 138–179.
- Tuomi, J., Hakala, T., and Haukioja, E. (1983). Alternative concepts of reproductive effort, cost of reproduction, and selection in life history evolution. *Am. Zool.* 23, 25–34.
- Wauters, L.A., Crombrughe, S.A. de, Nour, N., and Matthysen, E. (1995). Do female roe deer in good condition produce more sons than daughters? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37, 189–193.
- Weladji, R.B., Gaillard, J.M., Yoccoz, N.G., Holand, O., Mysterud, A., Loison, A., Nieminen, M., and Stenseth, N.C. (2006). Good reindeer mothers live longer and become better in raising offspring. *Proc. R. Soc. Lond. B* 273, 1239–1244.
- Weladji, R.B., Loison, A., Gaillard, J.M., Holand, O., Mysterud, A., Yoccoz, N.G., Nieminen, M., and Stenseth, N.C. (2008). Heterogeneity in individual quality overrides costs of reproduction in female reindeer. *Oecologia* 156, 237–247.
- Williams, G.C. (1966). Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* 100, 67–690.
- Wilson, A.J., and Nussey, D.H. (2010). What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends Ecol. Evol.* 25, 207–214.
- Woodroffe, R., and Macdonald, D. (1995). Costs of breeding status in the European badger, *Meles meles*. *J. Zool.* 235, 237–245.